АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

1

ЯНВАРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1978

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ 63

ВЫПУСКИ 1—12

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko*, (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1978

УДК 58.04 : 581.4 : 581.84 : 004.68 : 582.982 : 582.998

Н. И. Габараева, Г. С. Ландсберг

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОРОСТКОВ *CUCURBITA PEPO* L. и *HELIANTHUS ANNUUS* L. ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

N. I. GABARAJEVA, H. S. LANDSBERG. MORPHO-HYSTOLOGICAL CHANGES IN SEEDLINGS OF *CUCURBITA PEPO* L. AND *HELIANTHUS ANNUUS* L. AS RESULT OF INFLUENCE OF BIOLOGICAL-ACTIVE SUBSTANCES

Исследовалось влияние двух канцерогенных нитрозосоединений — диэтилнитрозамина (ДЭНА) и N-нитрозо-N-этилмочевины (НЭМ) — на проростки *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. ДЭНА и НЭМ растворяли в воде и вводили в агаровую среду, на которой росли проростки исследуемых растений. Фиксации проводились ежедневно в течение 6—8 суток от момента посадки семян. ДЭНА использовался в трех концентрациях: 0.02, 0.1 и 0.2%; НЭМ — в двух концентрациях: 0.01 и 0.005%. В результате воздействия этих веществ наблюдались угнетение роста проростков в целом — укорочение гипокотиля, главного корня, подавление образования боковых корней и формирование значительных патологических разрастаний в основании гипокотиля, причем размер разрастаний зависел от применяемой концентрации канцерогена обратно пропорционально. Гистологическое исследование выявило подавление меристематической активности в апексах главного и боковых корней и патологическую гипертрофию паренхимных клеток первичной коры и сердцевины, на основе которой возникают вышеупомянутые разрастания гипокотиля.

Настоящая работа является одной из серии работ, посвященных исследованию влияния биологически активных веществ на растения, в частности на проростки растений как наиболее реакционноспособные системы. Такого рода исследования проводятся в разных целях.

I. Изучение нормально функционирующей системы (каковой является в данном случае развивающийся проросток) по отклонениям ее развития в условиях патологии. При этом в эксперименте используются различные биологически активные вещества. Условно можно разграничить два направления исследования: изучение влияния на проростки 1) растительных гормонов и благодаря этому выяснение различных сторон гормональной регуляции растений и 2) ингибиторов деления и растяжения клеток, веществ наркотического действия и многих других. Нас особенно интересует изучение образования у проростков в результате воздействия биологически активных веществ каких-либо разрастаний, или «опухолей», как их иногда называют.

Опухоли растений имеют полиэтиологическую природу. Различают опухоли бактериального, грибного, вирусного происхождения, генетические опухоли гибридного происхождения, опухоли, вызванные насекомыми, нематодами и другими беспозвоночными. Следует лишний раз подчеркнуть, что из всех названных видов опухолей лишь корончатые галлы, вызываемые Agrobacterium tumefaciens, вирусные раневые и генетические опухоли сравнимы с таковыми животных, так как обладают известной автономностью и перевиваемостью. Кроме того, в последние годы появились данные о химической индукции тканей с опухолевыми свойствами, а именно — об индукции гормон-независимых тканей в культуре in vitro, возникающих из нормальной каллусной ткани табака под действием производных флюорена (Lescure, Péaud-Lenoël, 1968; Bednar, Linsmaier-Bednar, 1971, 1972).

В исследованиях, посвященных опухолям у растений, особое значение придается нарушениям гормональной регуляции, особенно изменению содержания индольных ауксинов (Рейнгард и Пашкарь, 1958; Shaw, Hawkins, 1958; Hagen, 1971—1972; Tarr, 1972; Strange, 1972; Sequeira, 1973; Meins, 1973; Артамонов, 1973). Так, в генетических опухолях гибридов, в корончатых галлах и в других патологических новообразованиях обнаруживают повышенный уровень свободных ауксинов (Braun, 1954, 1962; Klein, Link, 1955; Stowe, Yamaki, 1957; Brian, 1957). Правда, это еще не говорит о том, что ауксин является причиной возникновения опухоли, поэтому предпринимались экспериментальные работы по индукции новообразований ауксинами. Так, при наложении верхушек колеоптилей с ростовыми гормонами на боковую поверхность кончиков корней кукурузы наблюдалось образование утолщений на корнях за счет разрастания коры корня (Холодный, 1931). У двухдневных проростков фасоли, помещенных в чашки Петри с раствором индолилуксусной кислоты, образовывались утолщения на корнях (Артамонов, 1973). К сожалению, автор не указывает гистологической основы разрастаний. Утолщения на кончиках корней возникали у проростков кукурузы (Иванов, 1966) под действием α-нафтилуксусной кислоты. Автор отмечает, что указанные утолщения возникают не за счет делений, а за счет увеличения размеров клеток в радиальном направлении. У проростков пшеницы ИУК вызывает опухоли в области колеоризы-эпибласта на основе дезорганизованного роста клеток и повышения митотической активности (Walne et al., 1975). Сходные результаты получены в ряде других исследований (см., например, Рейнгард, Пашкарь, 1958). Проверялось действие ИУК и на растения, обладающие вторичным ростом. Например, у 2—3-месячных проростков дуба ИУК вызывала ряд изменений, в том числе гипертрофию флоэмных элементов и появление массивов вновь образованных клеток (Wicker, 1976). Исходя из того, что индол и ИУК оказывают лейкозогенный эффект в опытах на животных (Жарова, Сергеева, 1974), а вещества ауксиновой природы обнаруживают в злокачественных опухолях, Л. М. Шабад (1969) считает индольные соединения эндогенными бластомогенными веществами общебиологического порядка. При этом нельзя забывать о разнице между действием экзогенных ауксинов в экспериментальных работах и эндогенных ауксинов при корончатогалловой болезни, где ауксины вырабатываются самими клетками опухоли, обеспечивая ее автономность. Однако такие экспериментальные работы необходимы как косвенное доказательство роли ауксинов при образовании растительных опухолей различного происхождения.

Изучая закономерности нормального роста и развития корня растений, соотношение процессов деления и растяжения клеток, В. Б. Иванов (1967) исследовал действие хлорамфеникола на облученные рентгеновскими лучами проростки, у которых вследствие облучения оказывалось полностью подавленным размножение клеток. У таких проростков возникали бульбообразные утолщения на корнях. Подобные утолщения на корнях были получены под действием колхицина (Levan, 1942), хлоралгидрата, оказывающего наркотическое действие (Nemeč, 1904), и других веществ. В некоторых случаях возникали утолщения на стеблях (Haber, Ford, 1964). Образование всех этих утолщений происходило за счет радиального расширения клеток, а не их деления. Помимо отмеченных формативных эффектов, наблюдались замедление или ускорение (Burström, 1950, 1968) роста корней в растворах ингибиторов, а также подавление развития боковых корней под влиянием хлорамфеникола (Ŝorm et al., 1954) и других веществ (Rønnike, 1958).

II. Изучение собственно патологии развития под влиянием различных биологически активных веществ. Приверженцы этого направления считают своей непосредственной задачей изучение патологических процессов. При этом они опираются в процессе исследования на контрольные данные нормального развития и тем самым выявляют потенции развития нормальных клеток. В результате, кроме накопления данных о многообразии и закономерностях патологических процессов, пополняются наши сведения о нормальном развитии. На этом уровне данное направление смыкается с первым направлением, указанным выше.

Под действием гербицидов из группы нитроанилинов на кончиках корней проростков риса образовывались бульбообразные вздутия вследствие гипертрофии клеток, исключая апикальные инициали; рост корня и гипокотиля был подавлен, процесс образования боковых корней замедлен; наблюдалось разрастание гипокотиля на основе клеточной гипертрофии (Mercado, Talatala, 1974). У проростков пшеницы возникали опухоли под действием 2,4-D на основе пролиферации (Gaspar et al., 1969). Действие гербицидов на кончики корней хлопчатника, растущие в культуре in vitro, выражалось в замедлении роста корешков, предотвращении роста боковых корней, ингибировании уровня митотической активности, подавлении активности апикальных меристем и перицикла, гипертрофии клеток первичной коры корня и в усилении дифференциации ксилемных элементов (Rizk, 1973). При исследовании действия метилбутанола, изопропанола и октина на *Pisum sativum* L. (Henry, 1973) выяснилось, что все эти вещества замедляют рост корней и вызывают утолщение первого междоузлия на основе гипертрофии клеток коры. Кроме того, метилбутанол стимулирует митотическую активность камбия, октин вызывает анархическую пролиферацию эпидермы и коровой паренхимы и оба эти вещества вызывают гипертрофию ядер. Наблюдаются также атрофия и пикноз ядер. Автор замечает, что гипертрофическая реакция происходила уже под действием многих других веществ, т. е. здесь мы имеем дело не со специфическим действием вещества, а с ингибированием ростовых процессов в целом. Морфактины вызывают гипертрофию междоузлий *Coleus* (Dubuc-Lebreux, Vieth, 1971).

III. Выяснение воздействия на растительные организмы веществ, являющихся канцерогенными и мутагенными для животных. Важно выяснить, есть ли сходства в реакциях животных и растений и насколько мы вправе проводить здесь какие-либо аналогии.

Вопрос об использовании растений как моделей для изучения злокачественного роста был поставлен в начале нашего века и разрабатывался по двум направлениям. Первое направление — изучение корончатых галлов, вирусных и генетических опухолей (истинных опухолей растений) — нашло многочисленных приверженцев (Smith, 1916а, б, 1917; Levin, Levine, 1920; Levine, 1929, 1936б; Gautheret, 1950; White, 1951, 1968; Блэк, 1953; Браун, Вуд, 1964, Wood, 1967; Koba, 1968; Braun, 1972). Второе — изучение влияния веществ, являющихся канцерогенными для животных, на растения — развивалось значительно меньшим числом исследователей. В работах М. Левине (Levine, 1936а) канцерогены либо апплицировались на растение в ланолиновой пасте, либо вносились в среду культуры ткани in vitro. Так, в культуре in vitro ткани моркови канцерогены 1,2, 5,6-дибензантрацен, бенз(а)пирен и 3-метилхолантрен стимулировали регенерацию целостных растений моркови (Levine, 1950а), а в каллусах, образующихся в культуре in vitro из сегментов стебля подсолнечника, те же канцерогены стимулировали рост корней (Levine, 1950б). Автор делает вывод, что механизм малигнизации тканей под действием канцерогенов здесь утерян и пролиферативная реакция клеток является защитной. Автор подчеркивает, что химические агенты вообще способствуют проявлению потенций растительных тканей к дифференциации.

В 1971 г. появилась работа Р. Гаррига (Garrigues et al., 1971), посвященная воздействию растворимого в воде канцерогена из класса N-нитрозосоединений — N-метил-N-нитрозоанилина — на проростки гороха. Соединения этой группы являются сильными канцерогенами, вызывающими опухоли печени, почек, мочевого пузыря и других органов. В вышеназванной работе проростки декапитировали и канцероген наносили на поверхность среза. Авторы утверждают, что в полученных разрастаниях происходили процессы клеточной гипертрофии и пролиферации.

За последние годы было получено множество данных о повышении содержания биологически активных нитрозосоединений в окружающей среде. Они оказывают мутагенное и супермутагенное действие на растения, некоторые из них вызывают тератогенный эффект у отдельных сельскохозяйственных культур; нитрозосоединения являются крайне опасными для здоровья человека и животных. Уровень содержания и источники распространения этих веществ растут столь неуклонно, что группа нитрозосоединений начинает приобретать роль экологического фактора. Исходя из этого, мы хотели в серии экспериментальных работ изучить действие нитрозосоединений на проростки растений. В данной работе была поставлена цель проверить воздействие двух нитрозосоединений — диэтилнитрозамина (ДЭНА) и N-нитрозо-N-этилмочевины (НЭМ) — на проростки *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus*.

Как видно из вышеизложенного, нас интересовали еще два аспекта, связанные с данной работой. Во-первых, выполнив ряд исследований по воздействию биологически активных веществ на проростки, мы можем получить данные, которые внесут вклад в наше понимание закономерностей нормального развития проростков. Во-вторых, учитывая, что соединения этой группы являются активными канцерогенами для человека и животных, интересно было выяснить, как действуют эти вещества на растительные организмы, есть ли в реакции на эти вещества животных и растений какие-либо сходства и существуют ли различия в действии разных канцерогенов на проростки, т. е. какова степень специфичности их действия.[1]

Методика исследования

В данной работе исследовалась реакция проростков тыквы и подсолнечника на воздействие диэтилнитрозамина (ДЭНА) и N-нитрозо-N-этилмочевины (НЭМ). Выбор этих соединений был не случаен: они хорошо растворимы в воде. Практикуемое ранее нанесение канцерогена в ланолиновой пасте на поверхность среза какого-либо органа растения мы считаем малопригодным, поскольку растениям свойственно в ответ на поранение формировать в ходе регенерационных процессов тканевые массы в виде каллуса, и в дальнейшем было бы сложно отделить результат воздействия канцерогена от результата каллусообразования. В наших же опытах вещество проникало в растение через корневую систему.

Семена со снятой твердой наружной частью кожуры помещались на агаровую среду с растворенным в ней нитрозосоединением. Фиксации проводились дважды в сутки по методу С. Г. Навашина, окраска препаратов — по Маллори, но в дальнейшем оказалось, что достаточно фиксировать материал на третьи и шестые сутки от начала прорастания. Проростки росли на среде с канцерогеном в течение шести-восьми дней.

Результаты исследования

Нормальный трехдневный проросток тыквы состоит из семядолей, почечки, расположенной между ними, эпикотиля, гипокотиля и зародышевого корня (рис. 1, *1*). Характерным для проростка тыквы является особый вырост в нижней части гипокотиля, носящий название бугорка, или пятки (Лудилов, 1957; Камилова, 1974). Для проростков подсолнечника образование пятки нехарактерно. Шестидневный проросток тыквы имеет сильно вытянувшийся гипокотиль и развитые боковые корни

---

[1] Ранее были опубликованы результаты влияния канцерогенов аурамина-00 и N-нитрозо-N-метилмочевины (НММ) на проростки растений (Слепян и Котин, 1971; Габараева, Слепян, 1975; Слепян, Габараева, 1975; Габараева, 1975).

(рис. 1, *3*). Проростки подсолнечника имеют к шестому дню еще более вытянувшийся гипокотиль (рис. 1, *2*, см. вклейку).

На рис. 1, *4—7* показан результат воздействия трех концентраций ДЭНА (0.02, 0.1 и 0.2%) на проростки тыквы. Подопытные проростки имеют сильно укороченный гипокотиль и укороченные боковые корни, причем степень, с которой подавляется рост этих органов, зависит от концентрации канцерогена пропорционально: чем больше концентрация, тем сильнее подавлен рост проростков. Кроме того, в основании гипокотиля, в месте формирования у контрольных проростков пятки, образуется значительное разрастание ткани в виде бульбы, причем размер разрастания также зависит от концентрации ДЭНА.

У проростков подсолнечника ДЭНА не вызывает каких-либо разрастаний, а лишь несколько подавляет их рост.

НЭМ вызывает четкую морфологическую реакцию у обоих видов растений. При этом проростки тыквы (рис. 1, *8*) будучи сильно заторможены в росте формируют бульбообразное несимметричное разрастание в основании гипокотиля, а у проростков подсолнечника гипокотиль оказывается сильно укороченным и утолщенным, приобретая веретеновидную форму (рис. 1, *9*).

Последовательный анализ гистологических изменений по срокам фиксации показал следующее. На вторые сутки у проростка *Cucurbita pepo* в контроле в основании гипокотиля появляется небольшая складка ткани в результате делений клеток эпидермы и первичной коры. Из этой складки в дальнейшем в результате процесса гипертрофии клеток первичной коры и сердцевины формируется пятка, характерная для тыквенных. Действительно, на третьи сутки в контроле уже заметна гипертрофия сердцевины, боковые корни находятся в зачатках, видны отдельные дифференцирующиеся членики сосудов протоксилемы в зоне корневой шейки (рис. 2, *1*, см. вклейку), одном из трех центров дифференциации ксилемы (Василевская, 1959, 1961), трихомы на корне пока еще не наблюдаются (рис. 2, *3*).

При наименьшей из трех применяемых концентраций ДЭНА — 0.02% — на третьи сутки наблюдается некоторая стимуляция роста проростков. Весь проросток несколько крупнее контрольного, гипертрофия сердцевины и первичной коры уже четко выражена, часть боковых корней прорвалась наружу, а дифференцированных сосудов протоксилемы больше, чем в контроле.

При средней концентрации ДЭНА — 0.1% — гипертрофия первичной коры и сердцевины гипокотиля становится заметной на третьи сутки, боковые корни в зачатках. На зародышевом корешке образуются многочисленные трихомы (рис. 2, *4*), тогда как в контроле их еще нет.

При наибольшей концентрации в 0.2% гипертрофия в сердцевине на третьи сутки не наблюдается, тогда как в первичной коре клетки сильно гипертрофированы и многие из них разрушены. Зачатки боковых корней очень маленькие, в зоне корневой шейки видны активно дифференцирующиеся членики сосудов метаксилемы (рис. 2, *2*).

На шестые сутки становится заметным, что наименьшая концентрация ДЭНА (0.02%) приводит к распространению процесса гипертрофии клеток сердцевины и первичной коры по всей длине гипокотиля, боковые корешки в этом варианте опыта довольно длинные (2—3 см); при средней концентрации ДЭНА 0.1% в результате далеко зашедшего процесса гипертрофии формируется сильное разрастание гипокотиля, боковые корешки достигают длины 1—2 мм (рис. 3, *3—4*, см. вклейку); при наибольшей концентрации 0.2% наблюдаются незначительная гипертрофия клеток первичной коры и сердцевины, растрескивание тканей первичной коры, а боковые корни так и остаются в зачатках.

НЭМ, которая использовалась в двух концентрациях — 0.005 и 0.01%, вызывает у проростков тыквы реакции, сходные с реакциями на воздействие ДЭНА. Меньшая концентрация НЭМ — 0.005% — оказывает в течение первых двух суток стимулирующее действие на рост проростков, а бóльшая концентрация — 0.01% — вызывает сильное угнетение развития всей корневой зоны проростка (рис. 2, *5—6*). Апекс такого корня практически не функционирует. В дальнейшем, к шестому дню, эти концентрации приводят соответственно к формированию большого патологического разрастания в виде бульбы (рис. 3, *1—2*) и к значительной эвагинации пятки на основе гипертрофии клеток первичной коры. На корнях подопытных проростков возникает большое количество трихом, как и при действии ДЭНА.

У проростков подсолнечника НЭМ в концентрации 0.01% полностью подавляет развитие боковых корней и приводит к формированию веретенообразного утолщения гипокотиля. На третьи сутки в опыте по сравнению с контролем (рис. 3, *5—6*) зачатков боковых корней меньше и они менее развиты, клетки первичной коры и сердцевины слегка гипертрофированы в латеральном направлении, дифференцированных сосудов ксилемы больше, а оболочки меристематических клеток в апексах боковых корней утолщены. На шестые сутки процесс гипертрофии, идущий в клетках сердцевины и первичной коры, приводит к образованию веретеновидной формы гипокотиля, боковые корешки все еще в виде зачатков, тогда как сосуды ксилемы в них уже вполне дифференцированы — не менее, чем в длинных боковых корешках контрольных растений.

Выводы

1. Диэтилнитрозамин и N-нитрозо-N-этилмочевина вызывают у проростков тыквы и подсолнечника весьма сходную, неспецифичную реакцию, выражающуюся в общем подавлении роста корня, гипокотиля и боковых корней, причем степень торможения зависит пропорционально от применяемой концентрации, во всяком случае — в изученных пределах. Наблюдаемая задержка роста объясняется неспецифическим подавлением митотической активности меристемы апексов главного и боковых корней проростков.

2. Кроме общей задержки роста, под действием указанных нитрозосоединений наблюдается образование патологических разрастаний в нижней части гипокотиля проростков. Эти разрастания формируются на основе патологической гипертрофии паренхимных клеток первичной коры и сердцевины гипокотиля, происходящей в основном в латеральном направлении. Наиболее объемными оказываются разрастания, возникающие у проростков тыквы, поскольку у этих проростков процесс гипертрофии клеток, стимулируемый нитрозосоединениями, накладывается на естественный процесс гипертрофии клеток в этой области, приводящий в норме к образованию пятки.

3. Величина патологического разрастания гипокотиля варьирует в зависимости от применяемой концентрации нитрозосоединения: чем больше концентрация, тем меньше разрастание. Это объясняется тем, что высокие концентрации нитрозосоединений в большей степени подавляют апикальную активность, сдерживая тем самым приток клеток (претерпевающих затем гипертрофию) в зону основания гипокотиля, так как клетки этой зоны возникают в конечном счете благодаря деятельности апекса корня.

4. Важно отметить, что при торможении роста проростков происходит ускорение темпов дифференциации, по крайней мере дифференциации проводящей системы проростков, что связано с затуханием деятельности апикальной меристемы корня и является проявлением известной зависимости между степенью активности меристемы и близостью к ней первых дифференцированных элементов.

Следует отметить, что специальное исследование изменения митотической активности и торможения клеточных делений, как, например, это сделано в работах В. Б. Иванова (1974), нами не проводилось. В нашем случае это не является обязательным. Известно, что сильная задержка роста всего проростка в целом могла быть вызвана либо ингибированием функционирования меристем, либо сильным подавлением процесса растяжения клеток. Второе предположение неверно, так как размеры клеток подопытных проростков не только не меньше таковых у контрольных растений, но, наоборот, увеличиваются в ходе процесса гипертрофии. Кроме того, гистологическая картина ясно показывает дегенерацию меристем апексов корней.

В заключение следует сказать о характере действия исследованных канцерогенов. Как видно из предшествовавшего краткого обзора, морфологическая реакция проростков на ДЭНА и НЭМ весьма сходна с таковой на воздействие различных биологически активных веществ по многим признакам. Например, ряд изменений, возникающих под действием гербицидов, полностью совпадает с изменениями под действием канцерогенов, вплоть до некоторого усиления дифференциации, отмеченного М. Левине (Levine, 1950а, б) для растительных тканей, подвергнутых воздействию химических агентов.

Авторы статьи выражают благодарность сотрудникам лаборатории анатомии БИНа им. В. Л. Комарова АН СССР Л. Р. Петровой и Ю. В. Гамалею за замечания, сделанные по рукописи, а также сотрудникам Института Л. С. Гуревич и А. М. Беккер за помощь в получении материала для исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Артамонов В. И. (1973). О некоторых общебиологических аспектах опухолеобразования. I. Роль индольных соединений. Успехи совр. биол., 45, 3. — Блэк Л. (1953). Вирусные опухоли у растений. В кн.: Роль вирусов в возникновении опухолей. М. — Браун А., Г. Вуд. (1964). Опухоли растений. В кн.: Успехи в изучении рака, 6. М. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — Василевская В. К. (1961). Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника. Бот. ж., 46, 6. — Габараева Н. И. (1975). Реакция проростков высших растений на воздействие бис-(*п*-диметиламинофенил)-метиленимина (аурамина-00) и N-нитрозо-N-метилмочевины (НММ). В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. — Габараева Н. И., Э. И. Слепян. (1975). Реакция проростков цветковых растений на воздействие имино-ди-(пара-диметиламинофенил)-метана-аурамина-00. Вопр. онкологии, 21, 8. — Жарова Е. И., Т. И. Сергеева. (1974). Экспериментальное изучение лейкозогенной (бластомогенной) активности метаболитов триптофана и тирозина. В кн.: Роль эндогенных факторов в развитии лейкозов. — Иванов В. Б. (1966). Влияние хлорамфеникола на образование утолщений на корнях, вызванных α-нафтилуксусной кислотой (НУК), 6-бензиламинопурином и колхицином. ДАН СССР, 167, 5. — Иванов В. Б. (1967). Действие хлорамфеникола на рост корней проростков, облученных высокими дозами рентгеновских лучей. ДАН СССР, 173, 1. — Иванов В. Б. (1974). Клеточные основы роста растений. — Камилова Ф. Г. (1974). О путях эволюции морфологических и анатомических признаков в семействе тыквенных. — Лудилов В. (1957). Проростки арбуза. Сб. студ. н.-и. работ Моск. сельхоз. акад. им. К. А. Тимирязева, 7. — Рейнгард Г. А., Пашкарь. (1958). К участию ростовых веществ типа ауксинов в образовании раковых наростов у картофеля. Физиол. раст., 5, 6. — Слепян Э. И., Н. И. Габараева. (1975). Реакция проростков цветковых растений на воздействие N-нитрозо-N-метилмочевины. Вопр. онкологии, 21, 5. — Слепян Э. И., А. М. Котин. (1971). Индукция водорастворимым канцерогенным соединением имино-ди-(пара-диметиламинофенил)-метаном-аурамином-00 гипертрофии клеток проростков цветковых растений и предотвращение этой гипертрофии актиномицином D. ДАН СССР, 201, 3. — Холодный Н. Г. (1931). К физиологии ростового гормона растений. В кн.: Избранные труды, I. Киев, 1958. — Шабад Л. М. (1969). Эндогенные бластомогенные вещества. — Bednar T. W., E. M. Linsmaier-Bednar. (1971). The potensy of N-acetylaminofluorene in the production of cytokinin autonomous tobacco tissues in vitro. Experientia, 27, 9. — Bednar T. W., E. M. Linsmaier-Bednar. (1972). Induction of plant tissue neoplasms in vitro by substituted fluorenes. Chemico-biol. interections, 4, 4. — Braun A. C. (1954). The physiology of plant tumors. Ann. rev. plant physiol., 5. — Braun A. C. (1962). Tumor inception and development in the crown-gall disease. Ann. rev. plant. physiol., 13. — Braun A. C. (1972). Plant tumor research. — Brian P. W. (1957). The effects of some microbial metabolic products on plant growth. Symp. soc. biol., 11. — Burström H. (1950). Stadies on growth and metabolism of roots. III. Adaptation against growth inhibition by aliphatic C_{12} and C_{11} acids. Physiol. plantarum, 3, 2. — Burström H. (1968). Root growth activity of Barban in relation to auxin and other growth factors. Physiol. plantarum, 21, 6. — Dubuc-Lebreux M. A., J. Vieth. (1971). Hypertrophie internodale induite chez *Coleus* par des morphactines. Bull. Soc. bot. Fr., 118, 1—2. — Garrigues R. (1951). Recherches sur les cécidies, fe cancer et l'action des carbures cancérigènes sur les végétaux. Theses Dr. sci. nat., Fac. Sci. Univ. Lyon. — Garrigues R., N. P. Bun-Hoi, A. Ramé. (1971). Production de tumeurs végétales par action de la N-méthyl-N-nitroso-anilin, composé cancérogène chez l'animal. C. R. Acad. Sci., ser. D, 273, 13. — Gautherét R. (1950). Plant cancer. Endeavour, 9, 33. — Gaspar P., M. Bouillene-Warland, A. de Foor. (1969). Localization histologique des effects du 2,4-D sur les plantules de *Triticum* en germination. Meded. Rijkrfak. landbouwnetenschappen Gent., 34 (3). — Haber A. H., D. E. Ford. (1964). Interpretations concerning cell division and growth. In: Régulateurs nat. croiss. végét., 123. — Hagen G. L. (1971—1972). Biology of tumor growth in plants. Inst. Cancer res. (Phila) sci. rep., 17. — Henry M. F. (1973). Hypertrophie internodale induite chez *Pisum sativum* L. par quelques composés organiques. Bull. Soc. bot. Fr., 120, 9. — Kisser J. (1940). Untersuchungen über die Wirkung Karzinogener Substanzen auf hohere Pflanzen. Lindenberg, Jahrb. wiss. Bot., 89, 1. — Klein R. M., G. K. K. Link. (1955). The etiology of crown-gall. Quart. rev. Biol., 30, 3. — Koba S. (1968). Studies on the cancer of the plant, with special reference to malignancy of the tumour of crown-gall. Sci. bull. fac. agric. Kyushu Univ., 23, 4. — Lescure A. M. C. Péaud-Lenoël. (1968). Selection d'un mutant anergie à láuxine après traitement mutagène d'une culture cellulaire d'*Acer pseudoplatanus* L. In: Les cultures de tissus de plants. Coll. Nat. du CNRS, Paris. — Levan A. (1942). The macroscopic colchicine effect — a hormonic action? Hereditas, 28, 1—2. — Levin I., M. Levine. (1920). Malignancy of the crown-gall and its analogy to animal cancer. J. cancer res., 5, 3. — Levine M. (1929). A comparison of the behavior of crown-gall and cancer transplants. Bull. Torrey bot. club, 56, 6. — Levine M. (1934). A preliminary report on plants treated with the carcinogenic agents of animals. Bull. Torrey bot. club, 61, 3. — Levine M. (1936a). The response of plants to localised applications of various chemical agents. Bull. Torrey bot. club, 63, 4. — Levine M. (1936б). Plant tumors and their relation to cancer. Bot. rev., 2, 9. — Levine M. (1950a). The growth of normal plant tissue in vitro as affected by chemical carcinogens and plant growth substances. III. The culture of sunflower and tobacco stem segments. Bull. Torrey bot. club, 77, 2. — Meins F. J. (1973). Separate auxin- and cation-dependent mechanism for glutamin utilization by normal and crown-gall teratoma cells. Planta, 112, 1. — Mercado B. L., R. L. Talatala. (1974). Morphological response of rise seedlings to dinitroxylidine herbicides. Philipp. J. sci., 103, 3. — Nemeč B. (1904). Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. wiss. Bot., 39. — Rizk T. Y. (1973). Anatomical and cytological changes in excised cotton roots in response to trifluralin or nitralin treatments. Egypt. J. bot., 16, 1—3. — Rønnike F. (1958). Influence of preliminary growth conditions on elongations of roots in nutritio nutrient solutions. Experiments with *Lupinus albus*. Physiol. plantarum, 11, 3. — Sequeira L. (1973). Hormone metabolism in diseased plants. Ann. rev. plant physiol., 24. — Shaw M., A. R. Hawkins. (1958). The physiology of host-parasite relations. Canad. J. bot., 36, 1. — Smith E. F. (1916a). Further evidence that crown-gall of plant is cancer. Science, 43, 1121. — Smith E. F. (1916б). Further evidence as to the relation between crown-gall and cancer. Proc. nat. Acad. Sci. USA, Balt., 2, 8. — Smith E. F. (1917). Mechanism of tumor growth in crown-gall. J. agr. res., 8, 5. — Šorm F., N. Zelinková, Z. Sormová. (1954). O mechanismu úĉincu antibiotik. II. O specifickém úĉinku *d*-chloramfenikolu na vývoj Klíĉnich rostlin. Chem. listy, 48 (78), 6. — Stowe B. B., T. Yamaki. (1957). The history and physiological action of the gibberellins. Ann. rev. plant physiol., 8. — Strange R. N. (1972). Plant under attack. Sci. prog., 60,239. — Tarr S. A. J. (1972). The principles of plant patology. — Walne P. L., A. H. Haber, L. L. Triplett. (1975). Ultrastructure of auxin-induced tumors of the coleorhisa-epiblast. Amer. J. bot., 62, 1. — White P. R. (1948). A plant physiologist looks at the cancer problem. Sci. month., 67, 3. — White P. R. (1951). Neoplastic growth in plants. Quart. rev. biol., 26, 1. — White P. R. (1968). The problem of cancer as seen through studies of plant tissue cultures. Phytomorphology, 18, 2. — Wicker M. (1976). Structures pathologiques expérimentales chez le chêne en relation avec l'histologie de tumeurs naturelles. Rev. gen. bot., 83. — Wood H. N. (1967). Plant carcinogenesis. Progr. in exper. tumor res., 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова, АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VI 1977.

SUMMARY

Diethylnitrosamine (DENA) and N-ethyl-N-nitrosourea (ENU) have been tound to influence nonspecifically the seedlings of *Cucurbita pepo* L. and *Helianthus annuus* L. by means of suppression of the apical meristems of main and branch roots and to induce the hypertrophy of parenchyma of pith and primary cortex. These processes result in formation of considerable pathological swelling in hypocotyle. The size of the swelling depends inverse proportionally on the doze of the nitrosocompounds.

УДК 253 : 0001.2 : 582.34

С. В. Гудошников

ПОЗНАНИЕ ПРИРОДЫ ЧЕРНЕВОЙ ТАЙГИ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ЕЕ БРИОФЛОРЫ

S. V. GUDOSHNIKOV. EXPLORATION OF THE CHERNEVAYA MOUNTAIN TAIGA NATURE ON THE BASIS OF ITS BRYOFLORA ANALYSIS

Приводятся результаты эколого-географического анализа флоры листостебельных мхов черневой тайги — реликтовой формации, описанной П. Н. Крыловым в предгорьях Кузнецкого Алатау. Дается характеристика наиболее типичных представителей ее генетических элементов, из которых наибольшее внимание уделено неморальному. Обосновывается положение о различной степени реликтовости неморальных видов мхов. Выделены два наиболее характерных ценотических евреликта *Eurhynchium angustirete* и *Thamnium neckeroides*, являющихся индикаторами ненарушенных участков черневой тайги. На основе бриологических материалов уточняется и углубляется характеристика данной формации.

С тех пор как П. Н. Крылов (1891, 1898) открыл и описал «липовый остров» в предгорьях Кузнецкого Алатау, в ботаническую литературу прочно вошел термин «черневая тайга». Этой своеобразной формации в целом, а также отдельным ее элементам посвящено немало работ (Келлер, 1914; Л. Ревердатто, 1924, 1925; В. Ревердатто, 1927, 1931; Баранов, Смирнов, 1931; Поляков, 1934, 1950; Золотовский, 1938; Ильин, 1938, 1941; Колокольников, 1941; Куминова, 1949, 1950, 1951, 1957, 1960, 1963, 1971а, б, 1973; Черепнин, 1957; Г. Крылов, 1961; Шумилова, 1962; Поликарпов, Назимова, 1963; Назимова, 1967; Табачкова, 1964; Марадулин, 1965; А. Крылов, Речан, 1967; Крапивкина, 1967, 1970, 1971, 1973а, б; Водопьянова, 1970; Гудошников, 1970, 1973а, б, 1976а, б; Положий, Крапивкина, 1971; Васильев, 1973, 1975; Калинин, 1973).

В. Б. Сочава (1956) в составе темнохвойных лесов СССР выделяет сибирские горно-таежные темнохвойные леса и среди них группу с преобладанием пихты сибирской (черневая тайга). В этой классификации черневая тайга определяется прежде всего преобладанием в ее древостое пихты. Наиболее типичными ассоциациями в ней являются зеленомошные, отличающиеся от равнинных темнохвойных лесов более разнообразным травяным покровом. Пихтовые сообщества Сочава считает главными хранителями элементов реликтовой флоры хвойно-широколиственных лесов.

Между тем в горах южной Сибири пихта является эдификатором двух различных по структуре и происхождению групп формаций — темнохвойной моховой и черневой травянистой тайги (Куминова, 1971б). Последнюю Л. В. Шумилова (1962) называет Subnemorosa, подчеркивая этим с одной стороны, ее сходство с европейской Nemorosa или Composita и, с другой, — ее своеобразие, заключающееся в основном в обедненном наборе неморальных элементов.

Ареал черневой тайги разорванный. Западный изолированный участок ее находится на отрогах хребтов Тигерецкого и Холзуна в бассейне правобережья р. Бухтармы. Далее она встречается в северном Алтае, занимает междуречье Катунь—Бия севернее Телецкого оз., уходя к северо-востоку через бассейн р. Лебедь в Горную Шорию. Здесь, а также на западных склонах Кузнецкого Алатау и Салаира, черневая тайга занимает наиболее обширные территории.

В Восточной Сибири более или менее значительные площади черневой тайги имеются на северных склонах Западного Саяна и в юго-западных низкогорьях Восточного Саяна в бассейнах р. Амыл, Кизир и Казыр. Самый восточный участок черневой тайги — северный склон Хамар-Дабана, обращенный к Байкалу.

Черневая тайга занимает нижнюю часть лесного пояса, расположенную в пределах 250—800 м над ур. м. на Салаире и Кузнецком Алатау и 600—1600 м над ур. м. в Западном Саяне и Алтае. Необходимыми условиями развития и сохранения черневых лесов являются повышенная влажность (800—1500 мм в год), незначительные колебания температуры почв, мощный снеговой покров и своеобразные почвы, которые, по последним исследованиям (Ковалева и др., 1974), относятся к подтипу горно-таежных глубокооподзоленных псевдоподзолистых непромерзающих.

А. В. Куминова (1950, 1960, 1971б, 1973), перечисляя основные признаки черневой тайги, указывает на слабое развитие или полное отсутствие в ней мохового покрова. Это положение нуждается в детализации на основе бриологических материалов.

Во-первых, моховой покров слабо развит далеко не везде. Мне приходилось встречать участки черневой тайги, например, в Восточном Казахстане, где напочвенные мхи, а также мхи последней стадии разложения древесины занимали от 30 до 50% площади. Во-вторых, в состав формации черневой тайги входят не только мхи напочвенного покрова, но и гниющей древесины, а также мхи-эпифиты. Поэтому приведенный выше признак я предлагаю сформулировать следующим образом. Как бы слабо ни были развиты синузии мхов черневой тайги, они всегда отличаются своеобразием, которое состоит в том, что в их сложении принимает участие значительное число неморальных видов, являющихся здесь реликтами.

В течение ряда лет мною проводились экспедиционные исследования в различных частях ареала черневой тайги: в Западном Саяне, Кузнецком Алатау, северном Салаире, прителецкой части Алтая и в Восточно-Казахстанской обл. на юго-западном склоне хребта Холзуна. Собранный бриологический материал (листостебельные мхи) со всей очевидностью подтверждает, что черневая тайга является реликтовой формацией, унаследовавшей от хвойно-широколиственных лесов верхнего плиоцена или раннего доледникового плейстоцена целый комплекс неморальных элементов, представленных не только сосудистыми растениями, но и листостебельными мхами.

Не ставя цель детально рассмотреть вопрос о реликтах у мхов, считаю необходимым указать наиболее важные критерии для их выделения.[1]

1. Дизъюнкция ареала — основное, но не обязательное условие для выделения реликта.

2. Частое нахождение вида в сочетании с другими заведомыми реликтами может свидетельствовать о его реликтовости.

3. Наиболее надежные результаты при выделении реликтов дает ценотический подход. При этом важно учитывать не только флористический состав предполагаемых реликтов, но и характер синузий, в которые они входят.

4. Реликтовый вид, входящий в состав реликтовой формации, как правило, имеет большую жизненность и играет ту же роль, что и в подобной формации, находящейся в пределах основного ареала.

5. Реликты характеризуются различной степенью реликтовости. Так, виды, не расширяющие в настоящее время своего ареала и не выходящие

---

[1] За основу мною взяты положения, развиваемые в работах Е. Ф. Вульфа (1932, 1937, 1941), А. А. Гроссгейма (1939), А. С. Лазаренко (1939, 1944), В. Шафера (1956).

за пределы реликтовой формации, можно отнести, следуя А. А. Гроссгейму, к евреликтам — регрессивным элементам данной флоры.

6. Реликтовые виды, расширяющие свой ареал и выходящие за пределы реликтовой формации, составляют прогрессивный элемент флоры, который Гроссгейм называет адаптантами, а Вульф — переселенцами.

7. Чем меньше нарушена реликтовая формация, тем богаче в ней представлены реликтовые виды.

Л. В. Бардунов (1974), рассматривая реликтовые виды мхов Алтая и Саян, отмечает, что они распределены более равномерно, чем реликты сосудистых растений, и избегают в отдельных случаях районов с преобладанием пихтовых лесов. В своей статье (Гудошников, 1976а) я не точно изложил это положение. Располагая теперь дополнительными данными, я мог бы сформулировать свои возражения Л. В. Бардунову следующим образом.

Наибольшая концентрация неморальных реликтов сосудистых растений и мхов наблюдается в черневой пихтовой и пихтово-кедровой тайге Алтайско-Саянской и Кузнецко-Салаирской областей. И это вполне закономерно, так как черневая тайга, включая район липовых лесов, — реликтовая формация в целом. Добавлю, что концентрация мною понимается не только в отношении числа видов, но также их встречаемости и обилия в ненарушенных участках тайги.

Совершенно очевидно, что, характеризуя флору листостебельных мхов черневой тайги, необходимо прежде всего остановиться на той ее части, которая относится к неморальному элементу и является реликтовой. Наиболее многочисленной группой реликтов является паннеморальная. Почти во всех частях ареала черневых лесов встречаются следующие входящие в нее виды мхов: *Amblystegium juratzkanum*,[2] *A. serpens*, *A. varium*, *Atrichum haussknechtii*, *A. tenellum*, *Campylium hispidulum*, *Eurhynchium hians*, *Fissidens bryoides*, *Heterophyllum haldanianum*, *Homalia trichomanoides*, *Homomallium incurvatum*, *Hypnum pallescens*, *Leskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Mnium cuspidatum*, *M. marginatum*, *M. rostratum*, *M. stellare*, *Neckera pennata*, *Platygyrium repens*, *Pylaisia polyantha*. Ограниченное распространение и низкие показатели встречаемости и обилия имеют *Amblystegiella confervoides*, *A. sprucei*, *Atrichum undulatum*, *Hypnum cupressiforme*, *Schistostega pennata*, *Ulota crispa*, *Fissidens taxifolius* и некоторые другие виды.

Из 28 перечисленных видов 23 отмечены в Западном Саяне, 26 в северном Алтае, 26 в Кузнецком Алатау, 17 в западном Алтае и 14 в северном Салаире. Надо сказать, что флора мхов западного (Казахстанского) Алтая до сих пор изучена еще недостаточно. О флоре этой части Алтая мы знаем главным образом по работам М. И. Годвинского (1966, 1969), а также по некоторым сведениям из работы П. Н. Крылова (1924). Моя трехдневная экскурсия в 1975 г. не могла внести существенных дополнений, хотя и дала несколько очень важных находок. Бедность неморальными видами северного Салаира объясняется, по-видимому, тем, что черневая тайга здесь несет отпечаток сильного антропогенного воздействия.

При анализе приведенного списка нужно учитывать следующее обстоятельство. Данные по Западному Саяну и Алтаю приводятся для значительных территорий, исчисляемых нередко сотнями тысяч гектар. По Кузнецкому Алатау в основном использованы материалы моих исследований, проведенных в Кузедеевских липняках на площади 4—5 тыс. га. Несмотря на эту разницу, в липняках зарегистрировано почти столько же неморальных реликтов, сколько во всей черневой тайге. Это позволяет использовать флору мхов липового острова как своеобразный ключ для познания реликтовой моховой флоры черневых лесов. Дело, конечно, не только в богатстве реликтовой моховой флоры липового острова. Нужно отметить также частоту встречаемости в пределах формации и необычайное обилие некоторых видов. Объяснение этому найти нетрудно. Кузедеевский липовый остров — наиболее сохранившийся осколок древнего фитоценоза — хвойно-широколиственного леса. Широколиственные породы, в особенности липу, как известно (Васильева, 1936; Арискина, 1963; Рыковский, 1970), всегда сопровождает свита эпифитных видов мхов, таких как *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Leucodon sciuroides*, *Leskeella nervosa*, *Amblystegiella subtilis* и др. Сравнивать ее в этом отношении с другими древесными породами Сибири, как это делает А. Н. Васильев (1975), бесполезно. Дело не в свойствах породы, а в исторически сложившихся ценотических связях между липой и ее спутниками — эпифитными мхами.

---

[2] Названия видов приводятся по тем же источникам, что и в двух предыдущих работах (Гудошников, 1976а, б).

Отсюда понятно, что в остальных частях ареала черневой тайги, где отсутствует липа, перечисленные выше эпифиты либо совсем исчезают, либо переходят на другие породы. Так, *Neckera pennata* и *Homalia trichomanoides* изредка встречаются на осине, рябине и на таких хвойных породах, как пихта, ель и кедр, образуя небольшие дерновины в нижней части ствола. Оба эти вида выходят за пределы черневой тайги, достигая к северу среднего Приобья. Как и ряд других реликтов, они являются в данном случае адаптантами. В Западном Саяне и Алтае оба эти эпифита, а также *Leucodon sciuroides* поселяются на скалах и отдельных камнях, поднимаясь до высоты 1400 м и более над ур. м. Особенно ярко выражен этот переход у *Leucodon sciuroides*. Целые ковры этого мха в смеси с *Cirriphyllum cirrosum* и *Brachythecium plumosum* покрывают отвесные скалы у известного на Телецком озере водопада Корбу. В то же время мне ни разу не приходилось находить *Leucodon sciuroides* ни на одной древесной породе, кроме липы. Бардунов (1974) отмечает, что изредка этот вид встречается на лиственнице, березе и черемухе, растущих возле скал; в равнинную тайгу он не проникает.

Заслуживает внимания весьма характерный для черневой тайги *Amblystegium varium*, который Годвинский (1969) почему-то относит к бореальному элементу. Особенно обилен он в липняках, обычен на Алтае и Салаире. Очень часто встречается в смеси с другими неморальными реликтами. Пока этот вид не обнаружен в Западном и Восточном Саяне, но после большого разрыва встречается, хотя и редко, в Предбайкальском лесном районе (Бардунов, 1969). К северу от Кузнецкого Алатау и Салаира в равнинной тайге *Amblystegium varium* отмечен в окрестностях Томска и прослеживается до Чаинского р-на Томской обл. (Косачева, 1970). Ареал этого вида в пределах Западной Сибири почти совпадает с ареалом неморального реликта из сосудистых растений *Myosotis krylovii* (П. Крылов, 1937).

Не менее характерным видом для черневой тайги является *Eurhynchium hians*. Этот напочвенный мох благодаря своим мелким дернинкам при различных нарушениях формации, связанных с пожарами, вырубками и т. д., способен сохраняться в различных микронишах. Именно поэтому его можно встретить в осинниках, где почти отсутствуют напочвенные мхи, по обрывистым берегам ручьев, в небольших логах и в западинах, заросших кустарниками и травами.

Адаптантами, широко расселившимися в Сибири, являются *Heterophyllum haldanianum* и *Mnium cuspidatum*. Особенно обильны они в Кузедеевских липняках.

Из видов *Mnium* наибольшей степенью реликтовости характеризуются *M. rostratum*, *M. marginatum* и *M. stellare*. *M. rostratum* нередко растет в смеси с *Homalia trichomanoides*, *Eurhynchium hians*, *Cirriphyllum piliferum*. Встречается обычно в небольшом обилии; в равнинную тайгу проникает до окрестностей Томска. *M. marginatum* встречается реже, отмечен в ряде мест на Алтае и Кузнецком Алатау. Найден в различных сочетаниях с *M. stellare*, *M. cuspidatum*, *Homalia trichomanoides*, *Thamnium neckeroides*, *Pylaisia polyantha*, *Atrichum haussknechtii*.

M. stellare встречается в смеси со многими другими реликтами, растет на стволах липы и осины, а также на почве. Широко распространен в Западном Саяне и Кузнецком Алатау. Пока не обнаружен в западном Алтае и Салаире. Найден в 45 км к югу от Томска на стволе пихты и в 50 км к северу, в устье р. Томи на почве. Севернее отмечен в Чаинском р-не у основания ствола березы (Косачева, 1970).

Leskeella nervosa в Кузедеевских липняках встречается как эпифит на коре липы и осины. В качестве эпифита широколиственных пород этот вид обычен также в лесах Татарской (Арискина, 1963) и Марийской (Васильева, 1936) автономных республик. На севере европейской части СССР И. Д. Кильдюшевский и Г. В. Железнова (1974) отмечают его в Коми АССР как редкий вид, обнаруженный один раз на обнажениях известняков. Широкое распространение *Leskeella nervosa* на юге Сибири связано с его способностью к вегетативному размножению при помощи выводковых почек и обламывающихся побегов.

Евразийская группа неморальных реликтов немногочисленна. К ней можно отнести 4 вида: *Eurhynchium angustirete*, *Anomodon longifolius*, *Plagiothecium succulentum* и *Thamnium alopecurum*. Из них лишь первый заслуживает внимания, а остальные являются редкими.

Eurhynchium angustirete — один из характернейших напочвенных мхов черневой тайги и в ненарушенных ее участках встречается в значительном обилии. Можно сказать, что его ареал в основном совпадает с ареалом черневой тайги.

Очень часто, проводя ареалогический анализ, исследователь делает тот или иной вывод на основании нескольких находок, не учитывая при этом таких показателей, как встречаемость и обилие. Именно так поступает Васильев (1975), указывая, что *E. angustirete* является редким для Сибири видом. Между тем можно в короткое время набрать сколько угодно образцов этого мха, например, в липовом острове, в окрестностях пос. Яйлю на Телецком озере или в черневой пихтовой тайге на склонах хребта Холзуна в Казахстанском Алтае.

Другой неморальный реликт, относящийся к азиатско-северо-американскому геоэлементу, — *Thamnium neckeroides* — по своей экологии и географии близок к *Eurhynchium angustirete*. Обычно они встречаются вместе на более влажных участках, расположенных на склонах северных румбов с большим участием в травостое неморальных реликтов, таких как *Asperula odorata*, *Polystichum braunii*, *Dryopteris filix-mas*, *Festuca silvatica*, *Asarum europaeum* и др.

Оба указанных вида можно отнести к ценотическим евреликтам (ценологическим по Гроссгейму, 1939). В то же время они рассматриваются как деграданты, так как почти потеряли способность к образованию спор и не формируют специальных органов вегетативного размножения. Копонен (Koponen, 1967) указывает, что *Eurhynchium angustirete* в Азии явно вступил в фазу стабилизации и не распространился после последнего оледенения. С полным основанием это положение может быть отнесено к *Thamnium neckeroides*. Отсутствие того и другого видов в некоторых ассоциациях черневой тайги — верный признак глубоких и, возможно, в ряде случаев необратимых нарушений формации.

Если на севере оба рассматриваемых вида не выходят за пределы черневой тайги, то на юге в горах Западного Саяна и Алтая *Th. neckeroides* поднимается до субальпийских лугов и даже гольцов (Бардунов, 1974). Объяснить этот факт не так просто. Ясно, однако, что это не результат современного расселения. Вполне вероятно, что в конце плиоцена или в начале плейстоцена обедненные хвойно-широколиственные леса занимали более широкий пояс в горах. В. П. Нехорошев (1958) выделяет в четвертичное время три обособленные тектонические фазы. Особенно интенсивные тектонические проявления отмечаются во второй фазе после максимального оледенения, когда амплитуда относительных перемещений выражалась многими сотнями метров. Эти поднятия могли привести к тому, что деградировавшие после оледенения хвойно-широколиственные леса трансформировались в черневую тайгу, занявшую теперь более узкий пояс. Возможно, именно в это время произошло разобщение северовосточного и западного казахстанского участков ее современного ареала. Следы былого существования хвойно-широколиственных лесов мы видим в этих жалких остатках некогда развитых напочвенных синузий. *Th. neckeroides*, по-видимому, в данном случае является микроклиматическим евреликтом.

По числу видов другой группы мхов, представляющей в черневой тайге бореальный элемент, на первое место нужно поставить сем. *Brachytheciaceae* и особенно род *Brachythecium*. Наиболее распространены следующие виды: *B. campestre*, *B. glareosum*, *B. reflexum*, *B. rivulare*, *B. rutabulum*, *B. salebrosum*, *B. starkei*, *B. velutinum*. Реже встречаются *B. albicans*, *B. populeum*, *B. nelsonii*.

Во всех частях ареала черневых лесов отмечен *Cirriphyllum piliferum*; нередко он довольно обилен. Также широко распространен, хотя встречается в виде примеси с другими мхами, *Drepanocladus uncinatus*; в качестве эпифита он выступает обычно в форме *plumulosum*.

Из сем. *Dicranaceae* чаще всего отмечаются *Dicranum fuscescens* и *Orthodicranum montanum*, которые в Кузнецком Алатау изредка растут на коре липы и других пород.

Бардунов (1974) совершенно правильно подметил, что виды неморального элемента в основном ограничены нижней или нижней и средней частями лесного пояса. Но это справедливо только в тех случаях, когда эти пояса представлены черневой тайгой. О последней Бардунов не упоминает.

Васильев (1974) пишет, что в черневых лесах и липняках не развит моховой покров и только отдельными небольшими дерновинками встречаются *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis* и некоторые другие виды. Хотя у него и имеется упоминание о черневой тайге, но отличительные особенности ее бриофлоры не выявлены.

О главной особенности черневой тайги — концентрации неморальных реликтов — было сказано. Вторая не менее характерная черта, присущая черневой тайге и липнякам, заключается в отсутствии в ее синузиях перечисленных выше широко распространенных в темнохвойной тайге видов мхов. Такая закономерность наблюдалась мною в различных частях ареала черневых лесов. В качестве примера привожу описание участка черневой тайги на склонах хребта Холзуна, обращенных в сторону долины р. Бухтармы на высоте около 800 м над ур. м. Описываемый участок находится на северном склоне невысокой гривы в долине небольшой р. Столбоухи (система р. Хамира правого притока Бухтармы в 5 км выше одноименной деревни).

Преобладающая порода на участке — пихта, есть также одиночные крупные экземпляры березы. В подлеске — калина, рябина, черемуха, малина, бузина. Травяной ярус мозаичного сложения, в нем отмечены следующие виды: *Athyrium filix-femina* — cop — sp, *Aconitum excelsum* — sp — cop, *Asperula odorata* — sp — cop (gr.), *Veratrum nigrum* — sp, *Paris quadrifolia* — sp, *Aegopodium podagraria* — sp, *Pleurospermum uralense* — sp, *Paeonia anomala* — sp, *Actaea erythrocarpa* — sp—sol, *Geranium albiflorum* — sp—sol, *Filipendula ulmaria* — sol — sp, *Pulmonaria mollissima* — sp—sol, *Vicia silvatica* — sol—sp, *Delphinium elatum* — sol, *Pteridium aquilinum* — sol, *Dryopteris filix-mas* — sol, *Polystichum braunii* — sol, *Dryopteris spinulosa* — sol, *Matteuccia struthiopteris* — sol, *Anthriscus silvestris*, *Saussurea latifolia* — sol, *Sanicula europaea*, *Lathyrus gmelinii* — sol, *Angelica silvestris* — sol, *Alfredia cernua* — sol, *Milium effusum* — sol, *Myosotis krylovii* — sol, *Stachys silvatica* — sol, *Brachypodium silvaticum* — sol, *Oxalis acetosella* — sol, *Crepis sibirica* — sol, *Cacalia hastata* — sol, *Stellaria bungeana* — sol, *Urtica dioica* — sol.

Моховой покров местами довольно значительный, проективное покрытие 30—50%. Зарегистрированы следующие виды: *Eurhynchium angustirete* — sp—cop, *E. hians* — sol, *Cirriphyllum piliferum* — sp—cop, *Amblystegium varium* — sp, *Thamnium neckeroides* — sol—sp, *Drepanocladus uncinatus* — sp—sol, *Mnium cuspidatum* — sol, *M. drummondii* — sol, *M. pseudopunctatum* — sol, *M. confertidens* — sol, *M. rugicum* — sol, *Brachythecium salebrosum* — sol, *B. populeum* — sol, *B. starkei* — sol, *B. glareosum* — sol, *B. velutinum* — sol, *Hylocomium pyrenaicum* — sol, *Paraleucobryum longifolium* — sol. Два последних вида собраны со ствола старой березы, около половины перечисленных мхов растут на древесине последней стадии разложения.

Уместно сравнить эти данные с описанием участков пихтовой тайги западного Алтая в бывшем Змеиногорском уезде, сделанным Б. А. Келлером (1914). Удивительно близким по составу является травяной ярус, в котором отмечены общие неморальные реликты — *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*, *Asperula odorata*, *Brachypodium silvaticum*, *Stachys silvatica*, *Alfredia cernua*. Отмечая скудность мохового покрова, Келлер называет несколько преобладающих видов: *Eurhynchium angustirete*, *E. praelongum*, *Thamnium alopecurum* и *Fissidens taxifolius* — и заключает: «элементы социального мохового покрова типично таежных лесов здесь отсутствуют» (284). То, что заметил Келлер, последующие исследователи-бриологи оставили без внимания.

Приведенные факты говорят, с одной стороны, о своеобразии и, с другой, о большой устойчивости реликтовой формации — черневой тайги. Сосуществование в современных условиях в горах Южной Сибири двух подгрупп формации пихтовых лесов есть, очевидно, следствие ограниченности в прошлом флорогенетических связей между тайгой и неморальным широколиственным комплексом, о чем писал А. И. Толмачев (1954). В то же время между горной темнохвойной и черневой тайгой нет резкой границы. Приходилось неоднократно наблюдать взаимопроникновение их элементов. Так, например, в районе Телецкого озера кедрово-пихтовая тайга на склонах долины р. Кыги носит переходный характер. А. В. Куминова (1960) считает, что эта формация стоит как бы на грани между черневой и темнохвойной тайгой. Собранный здесь бриологический материал свидетельствует об этом же. Наряду с такими неморальными реликтами, как *Eurhynchium angustirete*, *Amblystegium varium*, *Campylium hispidulum*, *Thamnium neckeroides* и другие, в сложении моховых синузий принимают значительное участие бореальные виды: *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Наличие в районе Телецкого озера разнообразных экологических условий, близость высокогорий обусловливают здесь пестрое смешение самых различных элементов. Кроме указанных неморальных и бореальных, отмечены представители монтанного элемента: *Hedwigia ciliata*, *Abietinella abietina*, *Paraleucobryum longifolium*, *Tortella tortuosa*, *Tortula norvegica* и другие, а также аркто-горного: *Cirriphyllum cirrosum*, *Brachythecium plumosum*.

Проведенный флористический и ценотический анализ с применением бриологических материалов позволяет уточнить и дополнить характеристику черневой тайги, которая может быть определена такими признаками.

1. Эдификатором черневой тайги является пихта сибирская. Наличие осины или березы в ее ассоциациях обусловлено характером местных физико-географических условий и степенью антропогенного воздействия.

2. Характерной особенностью черневой тайги является развитие богатого травяного яруса из разнотравья и папоротников, в котором значительную роль играют виды неморального флористического комплекса.

3. Черневая тайга содержит своеобразные по флористическому составу синузии листостебельных мхов, основу которых составляют неморальные виды, являющиеся здесь реликтами. С наибольшей полнотой реликтовые виды мхов представлены в Кузедеевских липняках.

4. Среди неморальных реликтов особого внимания заслуживают *Eurhynchium angustirete* и *Thamnium neckeroides*, являющиеся ценотическими евреликтами — регрессивным элементом моховой флоры. Оба вида не расширяют в настоящее время свои ареалы, а *E. angustierete* не выходит за пределы черневой тайги. Отсутствие указанных видов в напочвенном

покрове является хорошим индикатором, свидетельствующим о наличии серьезных нарушений в структуре формации.

5. В черневой тайге почти отсутствуют наиболее типичные бореальные мхи темнохвойной тайги.

Следует подчеркнуть, что черневая тайга юга Западной Сибири представляет собой уникальное природное явление. Должны быть приняты все меры для сохранения типичных и ненарушенных ее участков. С этой целью необходимо усилить охрану Кузедеевского липового острова, объявив эту территорию заповедной. Целесообразно было бы также выделить охраняемые участки на склонах хребта Кулумыс в Западном Саяне и хребта Холзуна в Восточно-Казахстанской области.

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность заведующему лихено-бриологической лабораторией Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР И. И. Абрамову за содействие в обработке бриологических материалов, а также Н. Н. Лащинскому и Ю. Н. Токареву, которые помогли осуществить поездки на Салаир и хребет Холзун.

ЛИТЕРАТУРА

Арискина Н. П. (1963). Эпифитные мхи в лесах Татарии. Уч. зап. Казанск. унив., 123, 11. — Баранов В. И., М. Н. Смирнов. (1931). Пихтовая тайга на предгорьях Алтая. Уч. зап. Пермск. унив., 1. — Бардунов Л. В. (1969). Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. — Бардунов Л. В. (1974). Листостебельные мхи Алтая и Саян. — Васильев А. Н. (1973). Редкие виды во флоре мхов Кузнецкого Алатау. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 5, 1. — Васильев А. Н. (1974). Материалы по флоре листостебельных мхов Кузнецкого Алатау. В кн.: Вопросы ботаники и физиологии растений, 5. Красноярск. — Васильев А. Н. (1975). К флоре мхов «липового острова» на Кузнецком Алатау. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 5, 1. — Васильева Л. Н. (1936). К флоре мхов Марийской автономной области. Уч. зап. Казанск. унив., 96, 6, ботаника, 3. — Водопьянова Н. В. (1970). Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 5, 1. — Вульф Е. В. (1932). Введение в историческую географию растений. — Вульф Е. В. (1937). К вопросу о реликтовой флоре. Сов. бот., 2. — Вульф Е. В. (1941). Понятие о реликте в ботанической географии. Матер. по истории. флоры и растит. СССР, 1. — Годвинский М. И. (1966). Листостебельные мхи прибрежий Рахмановского озера. Бот. матер. гербария Инст. бот. АН КазССР, 4. — Годвинский М. И. (1969). Географические элементы листостебельных мхов Казахстанского Алтая. Бот. матер. гербария Инст. бот. АН КазССР, 6. — Гроссгейм А. А. (1939). Типы реликтов. Изв. Азерб. ФАН СССР, 6. — Гудошников С. В. (1970). Некоторые данные о лиственных мхах липового острова. В кн.: Проблемы комплексного изучения географического района и методика краеведческой работы в школе. Матер. научно-метод. конф. Секция биологии. Новокузнецк. — Гудошников С. В. (1973а). Дополнение к списку листостебельных мхов Западного Саяна. В кн.: Материалы научной конференции «Проблемы гляциологии Алтая», Томск. — Гудошников С. В. (1973б). Материалы для бриофлоры Западного Саяна. Изв. Томск. отд. ВБО, 6. — Гудошников С. В. (1976а). Особенности моховой флоры хребта Кулумыс в Западном Саяне. Бот. ж., 61, 2. — Гудошников С. В. (1976б). Флора листостебельных мхов Кузедеевского липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау. Бот. ж., 61, 5. — Золотовский М. В. (1938). Очерк растительности Алтайского государственного заповедника. Тр. Алтайск. заповедника, 2. — Ильин М. М. (1938). Реликтовые элементы широколиственных лесов Сибири и их возможное происхождение. В кн.: Проблема реликтов СССР, 2. — Ильин М. М. (1941). Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 1. — Калинин А. М. (1973). Лесорастительное и лесохозяйственное районирование Кемеровской области. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 15 (225), 3. — Келлер Б. А. (1914). По долинам и горам Алтая. В кн.: Труды почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов Азиатской России, ч. II. Ботанические исследования 1910 г., 6. — Кильдюшевский И. Д., Г. В. Железнова. (1974). К бриофлоре Коми АССР. Бот. ж., 59, 5. — Ковалева С. Р., В. М. Корсунов, С. А. Таранов. (1974). Лесные почвы горного окаймления юго-востока Западной Сибири (Восточный Алтай, Горная Шория, Салаир). — Колокольников Л. Б. (1941). О распространении липы и некоторых новых растениях Кузнецкого Алатау. В кн.: Заметки по фауне и флоре Сибири, 5. Томск. — Косачева Л. А. (1970). Эпифитная флора мхов Среднего Приобья (бассейн р. Чаи). Уч. зап. Омск. пед. инст., 58. — Крапивкина Э. Д. (1967). Новый представитель реликтовой флоры Кузнецкого Алатау. Матер. к VIII научн. конф. Новокузнецк. пед. инст., сер. ест.-географ., Новокузнецк. — Крапивкина Э. Д. (1970). К вопросу о сезонном развитии липняков Горной Шории. В кн.: Проблемы комплексного изучения географического района и методика краеведческой работы в школе. Матер. научно-метод. конф. Секция биологии. Новокузнецк. — Крапивкина Э. Д. (1971). Анализ флоры и некоторые биологические особенности неморальных реликтов черневого пояса Кузнецкого Алатау. Канд. дис. Томск. — Крапивкина Э. Д. (1973а). Черневая тайга Кузнецкого Алатау и Горной Шории — уникальный рефугиум третичных неморальных реликтов в Сибири. В кн.: Природа Кузбасса. Новокузнецк. — Крапивкина Э. Д. (1973б). К изучению третичных реликтов черневой тайги Кузнецкого Алатау. Изв. Томск. отд. ВБО, 6. — Крылов А. Г., С. П. Речан. (1967). Типы кедровых и лиственничных лесов горного Алтая. — Крылов Г. В. (1961). Леса Западной Сибири. — Крылов П. Н. (1891). Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Томск. — Крылов П. Н. (1898). Очерк растительности Томской губернии. Научный очерк Томского края. — Крылов П. Н. (1925). Материалы к флоре споровых растений Алтая и Томской губернии. Изв. Томск. унив., 75. — Крылов П. Н. (1937). Флора Западной Сибири, 9. — Куминова А. В. (1949). Весенняя фаза развития липового острова Кузнецкого Алатау. Изв. Зап.-Сиб. ФАН СССР, сер. биол., 3, 1. — Куминова А. В. (1950). Растительность Кемеровской области. — Куминова А. В. (1951). К современному состоянию липового острова в Кузнецком Алатау. Тр. Томск. унив., 116. — Куминова А. В. (1957). Телецкий рефугиум третичной растительности. Изв. Вост. ФАН СССР, 2. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. — Куминова А. В. (1963). Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 4. — Куминова А. В. (1971а). Основные итоги изучения растительного покрова правобережья Енисея. В кн.: Растительность правобережья Енисея. Южная часть Красноярского края. — Куминова А. В. (1971б). Дробное геоботаническое районирование части Алтайско-Саянской геоботанической области (правобережье Енисея). В кн.: Растительность правобережья Енисея. Южная часть Красноярского края. — Куминова А. В. (1973). Характерные черты Алтайско-Саянской геоботанической области. Изв. Томск. отд. ВБО, 6. — Лазаренко А. С. (1939). Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока. В кн.: Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. — Лазаренко А. С. (1944). Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока. Сов. бот., 6. — Марадулин И. И. (1965). Пихтово-осиновые леса Салаира и их возобновление. В кн.: Пути улучшения лесоустройства и лесопользования в Западной Сибири. Новосибирск. — Назимова Д. И. (1967). Реликты неморальной флоры в лесах Западного Саяна. Лесоведение, 3. — Нехорошев В. П. (1958). Геология Алтая. — Поликарпов Н. В., Д. И. Назимова. (1963). Темнохвойные леса северной части Западного Саяна. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 57. — Положий А. В., Э. Д. Крапивкина. (1971). Географический анализ флоры черневой тайги Кузнецкого Алатау. Изв. СО АН СССР, 5, 1. — Поляков П. П. (1934). Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины, Салаира и Западной предсалаирской полосы. Тр. СОПС АН СССР, сиб. сер., 13. — Поляков П. П. (1950). К флоре пихтовых лесов Казахстанского Алтая. Бот. ж., 35, 3. — Ревердатто В. В. (1927). Краткий очерк почв и растительности Томского округа и прилегающих районов. Тр. Общ. изучения Томск. края, 1. — Ревердатто В. В. (1931). Растительность Сибири. — Ревердатто Л. Ф. (1924). Очерк растительности юго-восточной части Томской губернии. Изв. Томск. унив., 74. — Ревердатто Л. Ф. (1925). К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау. Изв. Томск. унив., 75. — Рыковский Г. Ф. (1970). Эпифитные мохообразные Березинского заповедника. В кн.: Флористические и геоботанические исследования в Белоруссии. Минск. — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснит. текст к «Геоботанической карте СССР». — Табачкова Э. Д. (1964). К современному состоянию липовых лесов Кузнецкого Алатау. Докл. VII научн. конф. Новокузнецкого пед. инст. по биол. наукам. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Черепнин Л. М. (1957). Особенности флоры юга Красноярского края. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., 10. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири. Томск. — Koponen T. (1967). *Eurhynchium angustirete* (Broth.) Kop. comb. n. (*E. zetterstedtii* Ström.) and its distribution pattern. Memor. Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 43.

Томский государственный
педагогический институт.

Получено 2 VI 1976.

SUMMARY

The results are presented of the ecologo-geographical analysis of the leafy mosses flora of the chernevaya mountain taiga — a relict formation described by P. N. Krylov in the foothills of Kuznetsk Alatau. Most typical representatives of its genetic elements are characterized, the major attention being paid to the nemoral one. The statement of the different degree of relictness in nemoral moss species is grounded. Two most characteristic coenotic eurelicts are isolated (*Eurhynchium angustirete* and *Thamnium neckeroides*) which are indicators of the undisturbed sites of chernevaya taiga. On the basis of bryological materials the notion of this formation is made more deep and correct.

УДК 58(084.3—36)(571.651)

Ю. П. Кожевников

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ОСНОВАНИЯ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

YU. P. KOZHEVNIKOV. FLORISTIC DIVISION OF THE BASIS OF THE CHUKCHI PENINSULA

Основание Чукотского полуострова — сложная в физико-географическом отношении территория; ее развитие связано с чередованием континентальной и океанической фаз климата в квартере. Это чередование обусловливалось появлением и погружением Берингии в связи с образованием и деградацией оледенений (гляциоизостазия и гляциоэвстазия).

Во флоре основания Чукотского полуострова имеются представители различных климатических периодов плейстоцен — голоценового времени. Многие из них стали реликтами. Их сохранение до наших дней обусловлено существованием резких градиентов континентальных и океанических типов среды обитания в широтном и долготном направлениях в пределах этой территории. Многочисленный и разнохарактерный состав реликтов и других дифференциальных видов позволяет сравнительно легко интерпретировать историю современной флоры основания Чукотского полуострова. Одним из этапов интерпретации истории современной флоры является флористическое районирование изученной территории.

Специфической чертой флоры основания Чукотского полуострова является сближенное в разной степени расположение границ распространения дифференциальных видов со взаимоисключающими в целом ареалами. В этой ситуации проведение традиционных линейных границ флористических районов не соответствует природным явлениям. Поэтому в собственно переходной полосе между континентальной и берингийской Чукоткой нами использован метод обозначения центров этих районов. Показано взаимоотношение флористической и ботанико-географической подпровинциальных границ.

Эта статья является результатом наших четырехлетних исследований ботанико-географических, в том числе флористических особенностей основания [1] Чукотского полуострова. Одной из задач данной работы было флористическое районирование территории.

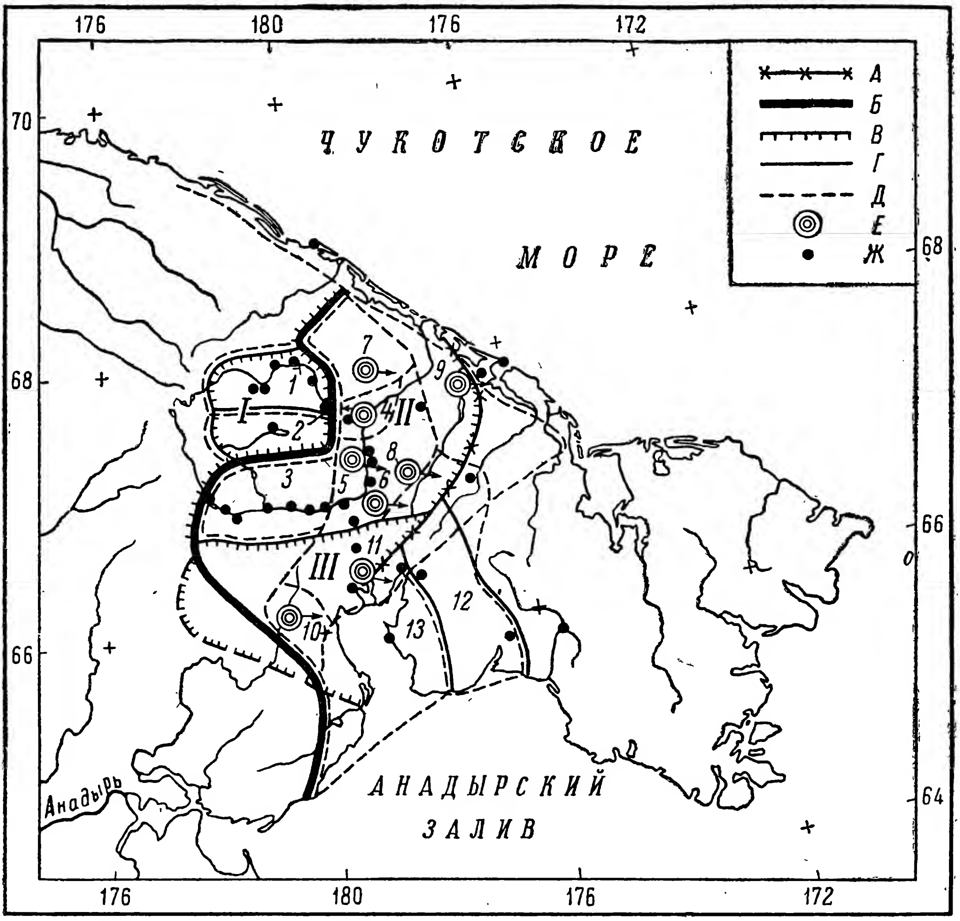
Пункты полевых исследований выбирались на карте с учетом их географического окружения, климатических особенностей и ландшафтного строения. Более детально изучены флоры 15 пунктов. В 24 пунктах проводились одно-двухдневные маршруты. Кроме того, использованы флористические данные Б. А. Юрцева, В. В. Петровского и А. Е. Катенина. Автор благодарен указанным лицам за предоставленную информацию.

Некоторые принципиальные установки

1. Флористическое районирование связано с ботанико-географическим делением территории. Их отличие заключается в том, что ботанико-географическое районирование, основанное на структуре и роли растительных сообществ в растительном покрове, отражает особенности современного растительного покрова, а флористическое в значительной степени базируется на приведенной к современности истории флоры районируемой

---

[1] Под основанием Чукотского полуострова мы понимаем территорию, охватывающую его западную часть и прилегающую часть материковой Чукотки (см. рисунок).



Флористическое районирование основания Чукотского полуострова.

А — флористическая граница; *Б* — ботанико-географическая граница Континентальной и Берингийской подпровинций Чукотской провинции, *В* — границы округов; *Г* — границы оконтуренных флористических районов; *Д* — границы физико- и ботанико-географических районов; *Е* — центры не оконтуренных флористических районов. *Ж* — пункты исследований.

I — Восточно-Амгуэмо-Куветский округ — районы: *1* — Чантальский, *2* — Экитыкский; *II* — Континентальный переходный округ — районы: *3* — Верхне-Амгуэмский, *4* — Экитыкско-Амгуэмский, *5* — Мараваамский, *6* — Укоечхойгуамский, *7* — Иультинский, *8* — Гытхытский, *9* — Рекуульский; *III* — Субокеанический переходный округ — районы: *10* — Верхне-Канчаланский, *11* — Эгвекинотский. Неполный Колючинско-Руддерский округ — районы: *12* — Сеутаканский, *13* — Конергинский.

территории, поскольку в последнем случае делается немалый упор на реликтовые элементы флоры.

Ботанико-географическое деление более адекватно физико-географической дифференциации регионов, чем флористическое, так как в ходе исторических изменений ландшафтов в растительности перестройка происходит быстрее, чем во флоре (Толмачев, 1959; Малышев, 1973; Кожевников, 1973б). Поэтому важным назначением схемы флористического районирования должно быть исследование истории флоры. Это верно и потому, что флористическое районирование, в отличие от ботанико-географического имеет ограниченное хозяйственное значение. Б. А. Юрцев (1977, с. 844) оспаривает эту точку зрения. Однако он не указывает, для чего нужно флористическое районирование (поскольку основным типом ботанического районирования является ботанико-географическое и большинство фитогеографов проводят только его).

2. Существуют провизорные и аналитические флористические районирования. Провизорные районирования (например: Ostenfeld, 1926; Polunin, 1940, 1959; Толмачев, 1956, 1960; Good, 1964; Meusel et al., 1965; Porsild, Cody, 1968; Юрцев, 1967, 1972; «Флора СССР», 1934) проводятся в основном с целью координирования состава флор крупных неоднород-

ных территорий. Единицы деления территорий основываются при этом на физико- и ботанико-географических и только отчасти на флористических признаках, поэтому подлинное флористическое районирование советской Арктики станет возможным лишь тогда, когда будет закончена «Арктическая флора СССР».

Аналитические флористические районирования (например: Малышев, 1968; Баранова и др. 1971; Ребристая, Шмидт, 1972) проводятся с использованием количественных критериев и биометрических методов. К аналитическому районированию, вероятно, можно отнести также качественное обоснование флористического деления территории, при котором границы проводятся в результате анализа, а не предшествуют ему в отличие от априорного деления, применяемого для указания распространения видов на обширной территории. Примерами такого районирования являются работа Янга (Young, 1971), посвященная флористической зональности Арктики (Кожевников, 1973в), Бёхера (Böcher et al., 1968, и др.) и Юрцева (1973, 1974). Провизорное и аналитические флористические деления по существу развивают (уточняют) друг друга. Приведенные выше примеры аналитического районирования основаны на провизорном делении. Однако при качественном обосновании выделов без четких критериев единицы деления могут быть неравновесными и нестройно скоординированными, как, например, в соответствующих работах Юрцева, что влечет за собой постоянную перестройку схемы.

3. Следует подчеркнуть, что разработка теоретических основ различных типов ботанического районирования находится в зачаточном состоянии в отличие от того, что имеет место в физической географии; вместе с тем в обеих областях науки имеется ряд принципиальных общих проблем. Это дало повод некоторым авторам рекомендовать разработку основ единой теоретической науки — «районистики». Однако такая наука едва ли может быть создана без привлечения общепринятых критериев, положенных в основу частных отраслевых районирований. Идея о создании «районистики» весьма своевременна, поскольку существует ряд вопросов, общих для различных частных районирований. Их решение должно способствовать разработке единых принципов деления территорий при каждом частном районировании. Из опыта физической географии видно, что чем интенсивнее разрабатываются вопросы районирования и его практического применения, тем больше возникает различных подходов. Согласно А. Е. Фединой (1965), в настоящее время наиболее удачным принципом физико-географического районирования признан принцип комплексности, против которого выступал Д. Л. Арманд (1952). Этот принцип используется и при ботанико-географическом делении, в котором фигурируют флористические и геоботанические данные. Указанный принцип применяется и во флористическом делении; он является здесь фактически единственным вследствие того, что границы ареалов независимы друг от друга, даже если учитывать только альтернативные флористические признаки (вид есть—вида нет). Однако в качестве признаков флористического деления следует рассматривать также ландшафтно-популяционные характеристики видов, особенно дифференциальных (характер экотопов, объем популяций), и их жизненность. К дифференциальным (Д-видам) относятся виды, отличающие данный район от смежных и находящиеся на периферии своего ареала или крупной дизъюнкции.

4. При любом частном районировании имеются сторонники делений либо «сверху вниз» (от общего к частному), либо «снизу вверх» (от частного к общему). На наш взгляд, наиболее объективные предпосылки дает подход к районированию с позиции середины между «верхом и низом», т. е. когда исходят из представлений о всей районируемой территории и располагают достаточными сведениями об ее частях.

5. Важной проблемой остается унификация критериев при установлении рангов единиц флористического районирования. Эта проблема связана с различием установок (районирование «снизу вверх» или «сверху вниз») разных авторов. При глобальном флористическом делении, т. е.

«сверху вниз», Арктика иногда получает ранг провинции, а в понимании исследователей Арктики, ее флористический ранг — область.[2] Различие трактовок флористических рангов связано с существом научного обоснования, которое А. А. Григорьев (1966) применительно к физической географии назвал описательно-истолковательным. Такое обоснование, как правило, не является строгим и достаточным, так как допускает различные толкования. Отсюда следует необходимость применения количественных критериев рангов, которые могут быть выработаны, например, на основе соотношений Д-видов и богатства флоры единиц районирования. Унифицированные признаки для единиц деления одного ранга помогут избежать субъективизма в проведении границ на карте.

Во флористических делениях разных авторов прослеживаются тенденции, аналогичные двум направлениям районирования в физической географии — типологическому (например, Ребристая, Шмидт, 1972) и региональному. Неясно, насколько перспективна во флористических районированиях дифференциация названных направлений. Нам представляется, что при решении этого вопроса следует исходить из существа процесса районирования как способа моделирования региональных отличий разного ранга. При этом надо помнить, что модель любой системы является в значительной степени ее формализованным отражением, а также что количественная характеристика границ одного ранга может быть получена только при унифицированных критериях. Из этого следует, что региональные особенности единиц флористического районирования должны служить только дополнительными аргументами (своего рода «довесками») при обосновании районирования по унифицированным (в пределах ранга единиц) критериям.

Что касается субординации единиц флористического районирования, то следует придерживаться правила: чем крупнее ранг деления, тем больше должно быть число признаков, по которым проводится районирование. Это следует из того, что ранг флористического выдела определяется количеством не связанных между собой границ ареалов Д-видов, распространяющихся независимо друг от друга. А. И. Толмачев (см. Юрцев и Сафронова, 1973) относительно флоры и растительности указывает, что, «по-видимому, крупные выделы районирования более устойчивы, а расположение конкретных рубежей между ними более мобильно». Что же касается мелких выделов — районов, то на изученной нами территории наметить их конкретные рубежи вообще не представляется возможным. В то же время флористические особенности разных частей этой территории требуют отражения их на карте. Возможно, что при флористическом делении на районы в переходных полосах целесообразно не использовать принцип линейных рубежей, а наносить центры флористических районов с указанием их тяготения к одной из смежных подпровинций. Это избавит от спекулятивной операции вычерчивания границ, размытость которых в природе соизмерима с радиусом очерчиваемого района.

Граница Берингийской и Континентальной флористических подпровинций Чукотской провинции

Климатический градиент в основании Чукотского полуострова обусловливает флористический рубеж. Ранее этот рубеж имел ранг районного (Толмачев, 1956, 1960), затем был повышен до окружного (Юрцев, 1967) и, наконец, до подпровинциального (Юрцев, 1972, 1973, 1974 и др.).

Исследуя местоположение подпровинциальной флористической границы между континентальной и океанической Чукоткой, мы постоянно имели в виду чередование континентальных и океанических фаз климата, накладывающих на переходную полосу своего рода «флористические пласты». В океанические фазы миграции растений были ослаблены, а в континентальные усиливались (после стабилизации ледников и начала потепления). Важным моментом в период континентальных фаз климата был флористический обмен между Чукоткой и Аляской. Но наибольшее значение в истории становления современной чукотской флоры имел гипситермал, закончившийся 4000 лет назад. В то время на Чукотке появилось много континентальных видов, ставших теперь реликтами или редкими.

---

[2] Предпринятая попытка скоординировать флористический ранг Арктики с другими подразделениями Голарктики приводит меня к выводу, что наиболее целесообразный ранг Арктики — флористическая подобласть.

Соотношение Д-видов в переходной полосе (т. е. исключая межгорные резко континентальные впадины Амгуэмо-Куветского массива) показано в таблице. Несколько видов, рассматриваемых Юрцевым (1973) в качестве восточных, нами не учитывались, так как некоторые из них распространены по всей южной части Чукотки (*Tofieldia pusilla*, *Oxygraphis glacialis*, *Coeloglossum viride*, *Cardamine victoris*, *Potentilla biflora* и др.), нередко становясь «более континентальными» по характеру местообитаний, чем на полуострове. Многие из таких видов известны как с запада Чукотки, так и с востока; но огромное значение имеет то, что еще совершенно не исследованы предгорья, ограничивающие с севера Анадырскую низменность, являющиеся, на наш взгляд, важным миграционным каналом.[3] Некоторые восточные виды (по Юрцеву, 1973 и др.) являются в действительности дифференциальными только в долготном направлении. Наконец, *Astragalus striatus* s. l. (Юрцев, 1973; Кожевников, 1973б) переопределен Юрцевым и оказался *A. pseudoadsurgens*, т. е. из дифференциального восточного он стал дифференциальным западным.

Как в перечнях Юрцева (1973, 1974), так и в нашей таблице большинство восточных Д-видов являются редкими в пределах исследованной территории, а иногда они найдены только в одном месте. Среди западных видов немало спорадических (но, нередких!), а отдельные виды проявляют заметную активность даже в Ванкаремской низменности.

Отношение видов западной и восточной групп по активности хорошо согласуется с их количественными отношениями. Западные виды, по нашим подсчетам, составляют 10—12% флоры переходной полосы, а восточные — 3—4%; у соответствующих заходящих видов отношение 2 : 1. Приведенные данные убеждают нас в том, что решающее значение для проведения чукотской подпровинциальной флористической границы имеют западные виды. Остается выяснить критерий проведения этой границы.

Исходя из высказанных выше предпосылок, в качестве формального критерия (*Ч*) для проведения границы использовано отношение суммы чисел сибирских и восточносибирских видов (т. е. не переходящих в Аляску) к числу чукотско-западноамериканских (т. е. пришедших

---

[3] Ранее сообщалось (Кожевников, 1975) о нашем критическом отношении к оценке Юрцевым Нижне-Анадырской низменности как части Континентальной подпровинции (хотя он и сделал оговорки). Думается, что наша критика принесла пользу. В своей новейшей схеме Юрцев (1977) выделяет Нижне-Анадырскую низменность и приморские районы к югу до р. Хатырки в качестве Южночукотской подпровинции. Мы также отметили флористическое своеобразие этой территории и рассматриваем ее в качестве субокеанического округа, подчиненного Континентальной подпровинции. Но сейчас нам важно отметить не различие в оценке ранга этой единицы, а следующее. Сущность флористического районирования Юрцев видит в современном распределении видов; следовательно, переходные территории понимаются им сугубо в пространственном отношении, но, говоря о переходности Южночукотской подпровинции, он явно имеет в виду временной аспект, поскольку пространственный переход в данном случае не существует (так как с одной стороны находится море). Подобные переходные фитохории тянутся по восточноазиатскому побережью до Японии и имеют зональные черты. При подходе, который Юрцев использует для Чукотки, очень трудно согласовать ранги и отношения выделов на больших территориях. Поскольку в процессе районирования должна соблюдаться соизмеримость выделов по крайней мере в Голарктике, новая схема Юрцева представляется нам субъективной и в дальнейшем она, очевидно, будет пересмотрена. Отметим также, что по степени континентальности климата (определенной по температурам и осадкам) и, соответственно по комплексу Д-видов Нижне-Анадырская низменность соответствует Центральночукотскому округу Юрцева, относимому им к Континентальной подпровинции.

Соотношение западного и восточного элементов флоры переходной полосы на Чукотке

Западные и условно-западные виды	Восточные и условно-восточные виды
Виды, встречающиеся в обоих округах	
Salix pulchra var. *anadyrensis*	*Anemone parviflora*
S. tschuktschorum	*Dodecatheon frigidum*
S. boganidensis	*Gentiana propinqua*
Rumex graminifolius	*Aconitum delphinifolium* ssp. *paradoxum*
Trollius membranostylis	*Potentilla villosa* s. l.
Delphinium brachycentrum ssp. *maydellianum*	*Artemisia globularia*
Aconitum delphinifolium ssp. *anadyrense*	*Epilobium anagallidifolium*
Papaver paucistaminum	
Saxifraga redowskiana	
Potentilla stipularis	
Rosa acicularis	
Oxytropis middendorffii	
Cassiope ericoides	
Castilleja pavlovii	
Androsace semiperennis	
Taraxacum soczavae	
Континентальный переходный округ	
Chosenia arbutifolia	**Bromus pumpellianus* var. *villosissimus*
Salix schwerinii	*Oxytropis gorodkovii*
Stellaria palustris	*Saussurea angustifolia*
Gastrolychnis angustiflora ssp. *tenella*	**Potentilla rubricaulis* s. l.
Helictotrichon krylovii	*Sibbaldia procumbens*
Roegneria macroura	*Cryptogramma stelleri*
Poa filiculmis	
Festuca lenensis var. *villosula*	
Carex obtusata	
C. supina ssp. *spaniocarpa*	
C. chordorrhiza	
Juncus brachyspathus	
Betula cajanderi ssp. *minutifolia* f. *fruticans*	
Polygonum laxmannii	
**Cerastium arvense*	
Silene repens	
Dianthus repens	
Trollius chartosepalus	
Papaver microcarpum s. l.	
**Corydalis sibirica*	
Draba parvisiliquosa	
**Arabidopsis bursifolia*	
Astragalus schelichovii	
A. pseudoadsurgens	
Oxytropis wrangelii	
O. anadyrensis	
Dracocephalum palmatum	
**Thymus serpyllum* s. l.	
Erigeron komarovii	
E. elongatus	
Artemisia kruhsiana	
**A. tanacetifolia* s. l.	
Aster alpinus	
Субокеанический переходный округ	
Campanula lasiocarpa	*Cardamine sphenopylla*
**Dryas grandis*	
Saussurea nuda	
**Salix xerophila*	
Alnus kamtschatica	
Caltha violacea	

* Вид, местонахождение которого значительно оторвано от основного ареала.

Продолжение

Западные и условно-западные виды	Восточные и условно-восточные виды
Заходящие виды**	
Lycopodium annotinum ssp. *pungens*	*Carex nesophila*
Hierochloë odorata	*C. glacialis*
Calamagrostis purpurascens	*C. membranacea*
Festuca auriculata	*Festuca baffinensis*
Poa pratensis	*Senecio kjellmannii*
Roegneria villosa	*Saxifraga eschscholtzii*
R. jacutensis	*S. pulvinata*
Trichophorum caespitosum	*S. calycina*
Kobresia sibirica	*Pedicularis kanei* ssp. *kanei*
Alnus fruticosa	*Phyllodoce coerulea*
Cerastium maximum	*Calamagrostis arctica*
Ranunculus grayi	*Lycopodium alpinum*
Dicentra peregrina	*Smelowskia porsildii*
Erysimum pallasii	*Papaver macounii*
Ribes triste	*Ranunculus turneri* ssp. *turneri*
Potentilla arenosa	*Rhododendron camtschaticum* ssp. *glandulosum*
Sanguisorba officinalis	*Minuartia rossii* ssp. *elegans*
Astragalus oroboides	
Oxytropis vassilczenkoi	
Arctous erythrocarpa	
Gentiana auriculata	
Pedicularis amöena	
P. villosa	
Pinguicula variegata	
Utricularia minor	
Crepis chrysantha	
Arnica iljinii	
Polemonium boreale	
Salix krylovii	
Cnidium cnidiifolium	
Trisetum spicatum ssp. *molle*	
T. sibiricum ssp. *litorale*	
Draba cinerea	
Oxytropis campestris s. l.	
Callitriche subanceps	
Equisetum palustre	
Scirpus maximowiczii	
Boschniakia rossica	
Chrysanthemum bipinnatum	

** Виды, характерные либо для континентальной Чукотки, либо для океанической, но спорадически встречающиеся в несвойственной им области; некоторые условно-восточные «проникают» в низовья Анадыря (в прошлом они распространились из низовий Анадыря).

с Аляски). Другие группы не принимаются в расчет, поскольку ареалогический метод не дает удовлетворительного решения вопроса о направлении позднеплейстоценовых и голоценовых миграций большинства видов, а для нас важен именно этот период, оставивший во флоре следы, уже утратившие четкость. Формализм указанного отношения заключается в том, что в охватываемые им группы входят не только Д-виды; некоторые важные Д-виды (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Silene repens*, *Dianthus repens* и др.), напротив, из расчета выпадают, так как, отсутствуя на Чукотском полуострове, они появляются вновь на Аляске. Отношение *Ч* оказывается очень чувствительным к степени континентальности климата независимо от богатства флоры, о чем свидетельствует следующий ряд его значений: Телекайская роща — 12, Экитыки — 7, Амгуэма (мост через реку) — 7, истоки р. Канчалан — 4.5, низовья Амгуэмы — 4, Эгвекинот — 3, Гытхыт — 3, Рекууль — 3, Кымыней — 2.5, Ванкаремская сопка — 2.5, Янрамавээм — 2, Конергино — 2, Сеутакан — 2, мыс Ванкарем — 1.5, вся переходная полоса (т. е. исключая Амгуэмо-Куветский массив) — 3.5.

Ч существенно зависит от степени выявленности флоры, что иллюстрируется следующим примером. Юрцев установил, что флору окрестностей

Иультина составляют около 150 видов (хотя на схемах он показывает 170), которые давали *Ч*=2.5. Это нарушало общую картину распределения значений *Ч*. Я предположил тогда, что флора Иультина выявлена недостаточно. В 1976 г. мне удалось подтвердить эту догадку, добавив к 150 видам еще 83. При этом *Ч* повысился до 4.4, т. е. теперь он находится в замечательном соответствии с физиономией флоры и ее географическим положением.

На основе качественного изучения соотношений Д-видов, включающего объем местных популяций, количество локальных популяций (топодемов) и их положение в ландшафтах, было принято, что искомой подпровинциальной границей является *Ч*-изолиния 3—2.5. В пунктах с *Ч*=3 наблюдаются снижение числа топодемов и смена типа местообитаний у целого ряда континентальных ксерофитов: с рыхлых склонов расчлененной четвертичной толщи они перемещаются на скалы, несмотря на распространенность таких склонов, представляющих основной тип местообитаний ксерофитов всего в 60—80 км к западу. Это особенно хорошо прослеживается на северо-западном приамгуэмском макросклоне хр. Искатень и его предгорьях в этом районе.

Исходя из сказанного, подпровинциальную флористическую границу мы проводим от верховьев зал. Креста по гребню хр. Искатень, по междуречью Ванкарем—Кымынейвеем в Ванкаремской низменности и, далее не доходя 50—60 км до побережья, на северо-запад лагуны близ устья Амгуэмы (см. рисунок, *А*). *Ч*-изолиния 3—2.5 является примером унифицированной границы, поскольку она проходит через очень различные в природном отношении территории и, что особенно важно для ботанико-географа, через малосходные во флористическом отношении пространства. Автор этих строк считает критерий *Ч* очень удачным и с удовольствием отказывается от своего прежнего представления о том, что восточное побережье зал. Креста следует относить к западной подпровинции (Кожевников, 1973б).

Большой интерес представляет исследование взаимоотношений ботанико-географической и флористической границ океанической и материковой Чукотки. Ботанико-географическую и в данном случае и геоботаническую, ландшафтную границу ранга подпровинции (см. рисунок, *Б*)[4] мы проводим через водораздел Ушканьих гор, через среднюю часть верхней трети р. Канчалан, верхнюю часть широтного участка долины Амгуэмы, район слияния рек Экитыки и Чантальвеергын, через восточную часть Экиатапского хребта в низовья р. Экиатап. К западу от этой границы (исключая северные приморские равнины и прилегающие предгорья) существенную ландшафтную роль играют часто сплошные заросли низких кустарников (не кустарничков!) *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens* (это фактор обеднения конкретных флор); широко распространены ксерофитные группировки, в том числе степоиды; сильно развиты моховые ковры на шлейфах склонов гор (в них велика роль сфагнов); немалое значение имеют кустарниковые формации (ивняки и ольшаники); высокую активность проявляют *Alnus fruticosa*, *Salix tschuktschorum*, *Ribes triste*, *Rosa acicularis*, *Dracocephalum palmatum* и др.; почти отсутствуют нивальная и мезоморфно-луговинная растительность и большая часть составляющих ее видов.

---

[4] Эта граница не выводится на побережье, так как узкая приморская полоса от Колючинской до Чаунской губы является особой ботанико-географической единицей. В зональном отношении она представляет настоящую Арктику в смысле Полунина (Polunin, 1951). Юрцев (1977, с. 845) учел мое замечание (в той половине рецензии, которая была сокращена из-за объема), что арктические тундры продолжаются на восток от устья Амгуэмы, а не выклиниваются в устье этой реки, как он писал ранее (в частности в своей последней книге). Он учел также мои данные по р. Майн (Кожевников, 1977), включив среднюю часть бассейна этой реки в непрерывный контур северной тайги. Отрадно и то, что в своей новой статье (Юрцев, 1977) он включает в переходную приамгуэмскую полосу значительную часть верхней половины Амгуэмы и юго-западную оконечность хр. Искатень, как это сделано в данной статье. Это — новое в представлениях Юрцева, но на чьи-либо личные сообщения автор не ссылается. Между тем из ботанико-географов, кроме меня, в 1976 г. в верховьях Амгуэмы никто не работал. Об этом можно было бы умолчать, если бы Юрцев (1977) не «обвинил» меня в «недозволенных приемах» при написании рецензии на книгу. Но в упомянутой статье Юрцева видим, что: 1) критика отчасти опередила то, на что она направлена (эту статью); 2) в ней использованы еще не появившиеся в печати материалы другого автора без его ведома.

Восточную подпровинцию характеризуют противоположные черты. Однако! Если сопоставить океанические и континентальные признаки растительности, то следует отметить, что при проведении данной ботанико-географической границы большее внимание уделено океаническим чертам, которые выражены к западу от нее несравненно меньше, чем континентальные к востоку. В ослабленной степени, но совершенно отчетливо континентальные признаки растительного покрова прослеживаются до линии, соединяющей Эгвекинот и устье Амгуэмы: в частности «ольховниковый рубеж» (Кожевников, 1973б) материковой популяции *Alnus fruticosa* проходит чуть восточнее подпровинциальной ботанико-географической границы.

Поскольку растительность более тесно, чем флора, связана с современным климатом, то при ботанико-географическом делении берингийского сектора Арктики естественно делать больший упор на океанические ее признаки. Напротив, при флористическом делении, учтывая его роль для исторических интерпретаций, логичнее опираться на тот элемент флоры, который соединяет ее настоящее и прошлое. Высказываемое иногда мнение, что при районировании не следует учитывать историю, а делать только «снимок с натуры», ошибочно, поскольку любая граница является производной истории ландшафтов и весь вопрос состоит в том, насколько глубоко следует проникать в историю.

Деление на округа и районы

Полосу, которая заключена между ботанико-географической и флористической подпровинциальными границами,[5] мы делим на два флористических округа: Континентальный переходный [6] (нижние части бассейнов рек Амгуэмы и Ванкарем, см. рисунок, *II*) и Субокеанический переходный (хр. Искатень, за исключением юго-восточного макросклона, см. рисунок, *III*). Флористическое различие этих округов по Д-видам, согласно данным, приведенным в таблице, составляет 5 : 1. Континентальный округ очерчен почти полностью, тогда как западная граница Субокеанического флористического округа проведена приблизительно. Этот округ вклинивается в пределы Континентальной ботанико-географической подпровинции, включаясь целиком в Берингийскую подпровинцию.

Флористические округа соответствуют крупным геоморфологическим образованиям, являющимся факторами формирования соответствующего макроклимата.

Переходная полоса, которую мы делим на два округа, рассматривается Юрцевым (1974) как флористическая единица (переходный округ), не входящая ни в одну из смежных подпровинций и не являющаяся особой подпровинцией. Такой подход нельзя считать удачным, так как он противоречит принципу субординации классификационных единиц. Его нельзя считать и исключением из некоего общего правила, поскольку флористическое районирование в данном случае не является строгой операцией, подчиненной однозначным критериям. Это все тот же описательно-истолковательный метод, по определению Григорьева (1966), опирающийся на субъективную логику.

В настоящее время Юрцев (1977) выдвинул новый принцип, «поддающийся, по его словам, — строгой формулировке», который заключается в том, что переходные полосы при флористическом районировании могут не подчиняться ни одной из смежных территорий. Однако этот принцип мы считаем несостоятельным. Он равносилен выделению в систематике какого-либо подвида самого по себе, без подчинения виду. Районирование немыслимо без классификации выделов (таксонов). Неподчинение приамгуэмской территории ни одной из смежных подпровинций правомерно лишь в том случае, если она оценивается в ранге самостоятельной подпровинции, но для такой оценки ее специфичность недостаточна и оценка этой территории Юрцевым неверна.

---

[5] Флористическая граница на рисунке выходит на северное побережье, тогда как ботанико-географическая не доведена до побережья.

[6] Западная граница Континентального округа совпадает с ботанико-географической подпровинциальной границей.

Схема флористического районирования, изображенная на рисунке, является результатом скрупулезного сопоставления результатов флористических исследований в 40 пунктах (с учетом кратковременных посещений), сопровождаемых анализом физико- и ботанико-географических данных. Первоначально были осуществлены физико- и ботанико-географическое районирования основания Чукотского полуострова, которые полностью совпали и схема которых нанесена штриховой линией на рисунке без комментариев для сопоставления.[7] Однако сразу же стало ясно, что для собственно переходной полосы (верховья р. Канчалан, хр. Искатень, долготная часть долины Амгуэмы) схема флористического районирования должна быть иной. У более чем 80 западных и восточных видов в этой полосе наблюдается (в разной степени) перекрытие краевыми частями ареалов;[8] при этом преобладают западные виды. При увязке этой флористической ситуации с нашей исходной установкой о значении флористического районирования для исторических целей было установлено, что фиксация центров флористических районов в переходной полосе более рациональна, чем их оконтуривание; это более соответствует действительности и позволяет представить на карте современные флористические особенности смежных территорий с учетом исторической географии растений.

Такое деление на флористические районы, избавляя от спекуляций, показывает, что переходный характер флоры свойствен восточному краю Континентально-Чукотской подпровинции, а западный край Берингийско-Чукотской подпровинции довольно монолитен. Примыкающие к переходной полосе флористические районы оконтуриваются на нашей схеме, совпадая с соответствующими физико- и ботанико-географическими районами.

Ниже охарактеризуем вкратце специфические флористические черты выделенных районов от самого континентального до наиболее океанического.

Флора всей исследованной территории насчитывает около 520 видов и рас. Из них более 390 являются спорадическими и редкими. В переходных округах имеется 125 Д-видов, т. е. 24% (или 20—25%, с учетом «коэффициента субъективности»), тогда как во флоре Телекайской рощи (232 вида) их 12% (или соответственно 10—15%). В пунктах переходных округов число Д-видов колеблется от 5 до 16%. Этот показатель с учетом объемов местных популяций Д-видов, жизненности особей и широты их экологической амплитуды был использован для выделения флористических районов. А по соотношению западных и восточных видов мы делали заключение о принадлежности района к более крупной единице флористического деления.

---

[7] Физико- и ботанико-географическое районирование этой части Чукотки будет опубликовано позднее. Схема этого районирования послужила основой для координирования состава флоры всей изученной территории (неопубликованные данные) и явилась, таким образом, базой для флористического районирования.

[8] Мне кажется, что «массовое наложение. . . краевых частей ареалов» — не отправное положение Юрцева (1977, с. 840), как он пишет об этом, а явление в природе, которое нельзя не заметить в данном случае.

I. Амгуэмо-Куветский округ

1. Чантальский район. Западные Д-виды: образователи формаций в верховьях р. Телекай — *Chosenia arbutifolia* и *Betula cajanderi* ssp. *minutifolia*, *B. middendorffii*, *Poa urssulensis* (Кожевников, 1974а, б); спорадические виды — *Betula extremiorientalis*, *Pulsatilla dahurica*, *P. multifida*, *Helictotrichon krylovii*, *H. dahuricum*, *Stellaria calycantha* ssp. *pilosella*, *S. eschscholtziana*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*; редкие виды — *Pinguicula villosa*, *Juniperus sibirica*, *Oxycoccus microcarpus*, *Salix udensis*, *Erigeron kamtschaticus*, *Corallorhiza trifida*, *Salix pulchra* var. *betulicortex*, *Utricularia minor*. К числу массовых западных Д-видов относятся также *Pinguicula variegata* и *Dicentra peregrina*.

К Д-видам, восточным по отношению к данному району, относятся многие луговинно-нивальные и обитатели эутрофных субстратов: *Artemisia tilesii*, *Polemonium acutiflorum*, *Ranunculus pygmaeus*, *Anemone sibirica*, *Lagotis minor*, *Saxifraga hieracifolia*, *Carex tripartita*, *Merckia physodes*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense* и др.

В то время как многие западные виды имеют в этом районе границу своего ареала, у всех восточных (по отношению к району) видов здесь проходит только граница «дырчатой» дизъюнкции.

Флора района насчитывает 276 видов, из них 33 едва заходят в него на востоке из Экитыкско-Амгуэмского района, а около 20 видов едва проникают в этот район с запада и юго-запада. Средняя величина одно-двухдневного выявления флор — 140 видов.

2. Экитыкский район. Отсутствуют многие континентальные Д-виды, характеризующие Чантальский район, поэтому отличие этих двух районов сводится преимущественно к негативным флористическим признакам Экитыкского района (по отношению к Чантальскому). Вместе с тем имеются и общие западные Д-виды, в том числе *Oxycoccus microcarpus*, массовы *Pinguicula variegata* и *Dracocephalum palmatum*. Отличает этот район от Чантального наличие *Boschniakia rossica* — паразита на *Alnus fruticosa*. Имеется несколько других редких видов, отсутствующих в Чантальском районе, но обычных в более восточных районах: *Parnassia kotzebuei*, *Thalictrum alpinum*, *Anemone richardsonii*, *Woodsia glabella* и др. Флористическое различие Чантальского и Экитыкского районов касается видов с разной экологией.

Флору северо-западной оконечности оз. Экитыки составляют 211 видов, из них 22 Д-вида, среди которых 20 западных (почти все встречаются на Амгуэме). Отсутствуют столь характерные для более восточных районов виды — *Salix chamissonis*, *Anemone sibirica*, *Aconitum delphinifolium* и др., а несколько нивальных видов представлены как редкость (*Ranunculus pygmaeus*, *Salix polaris*, *Carex tripartita*).

Некоторые континентальные виды имеют широкую экологическую амплитуду и соответственно крупный объем местной популяции.

II. Континентальный переходный округ

3. Верхне-Амгуэмский район значительно обогащен океаническими видами и их группировками. Здесь найдено по одному многоствольному дереву *Chosenia arbutifolia* и *Salix schwerinii*. Имеются степоиды с *Dracocephalum palmatum*, *Potentilla arenosa*, *Astragalus tugarinovii*, массов ольховник с обилием *Boschniakia rossica*; обычны континентальные виды — *Oxytropis campestris*, *Artemisia kruhsiana* и др., а также океанические — *Rhododendron camtschaticum*, *Carex nesophila* и др. В числе редких видов *Gastrolychnis angustiflora* ssp. *tenella*, *Erigeron elongatus*, *Cassiope ericoides* и другие континентальные на Чукотке виды, в том числе *Oxytropis* cf. *wrangelii*. Флора района насчитывает около 320 видов, ее богатство увеличивается вниз по Амгуэме.

4. Экитыкско-Амгуэмский район — наиболее пестрый во флористическом отношении, хотя и мал по площади. В нем сочетается множество

краевых местонахождений Д-видов, среди которых заметно преобладают западные: *Dracocephalum palmatum*, *Festuca lenensis*, *Betula cajanderi* ssp. *minutifolia* f. *fruticans*, *Aster alpinus*, *Helictotrichon krylovii* и *H. dahuricum* (оба овсеца крайне редки и приурочены к степоидам на склонах расчлененной высокой террасы, сложенной рыхлой четвертичной толщей). Отличают этот район от Чантальского оторванные от основной части ареала местонахождения *Corydalis sibirica*, *Thymus serpyllum* s. l., *Artemisia tanacetifolia* s. l., *Astragalus pseudoadsurgens*; восточные Д-виды — *Gentiana propinqua*, *Dodecatheon frigidum*, *Smelowskia porsildii*, *Rhododendron camtschaticum*, *Carex nesophila*. Луговинно-нивальный комплекс видов, характерный для переходной полосы, представлен полностью. Некоторые мезоксерофиты (*Cnidium cnidiifolium*, *Polemonium boreale*) появляются на границе с Чантальским районом и являются здесь регулярными компонентами ксерофитных группировок. В районе находятся краевые массивы материковой популяции ольховника, а также *Rosa acicularis* и *Ribes triste*.

Флора левобережья Амгуэмы у моста насчитывает 290 видов, правобережья — 291 вид, во всем районе — 344 вида. При одно-двухдневном выявлении флоры обнаружены 210—240 видов. Этот район наиболее богат Д-видами — их 16%; отношение западных видов к восточным 2 : 1.

5. Мараваамский район. Из восточных Д-видов отсутствуют *Rhododendron camtschaticum* и *Dodecatheon frigidum*, вполне обычные на противоположной стороне Амгуэмы, а первый вид — также на горе Амгуэма (левый берег реки). Из этой группы видов обычна *Carex nesophila*; найдены единичные *Sibbaldia procumbens* и *Potentilla rubricaulis* s. l., *Lycopodium alpinum*.

В число западных Д-видов входят также единичные *Rosa acicularis*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Cnidium cnidiifolium*, *Cerastium maximum* и др. Ряд других континентальных видов встречается и в следующем районе, хотя в этом районе они не особенно часты (*Salix tschuktschorum*, *Alnus fruticosa* — единственный массив с очень угнетенными кустами, *Polygonum laxmannii* и др.).

Флора низовьев р. Мараваам насчитывает 226 видов. Соотношение и жизненность Д-видов свидетельствуют об усилении в этом районе океанических черт климата.

6. Укоечхойгуамский район. Здесь находятся краевые местонахождения западных Д-видов — *Aster alpinus* и *Dianthus repens*, а также ряда видов, общих со смежными районами переходной полосы, т. е. образующих флористическую подпровинциальную границу (см. таблицу).

В этом районе особенно много западных видов, заходящих на Чукотский полуостров: *Pedicularis amöena*, *Festuca auriculata*, *Sanguisorba officinalis* (отличающаяся крупными локальными популяциями и мощными растениями), *Calamagrostis purpurascens*.

Среди восточных Д-видов — *Anemone parviflora*, *Papaver macounii*, *Carex nesophila*; имеются также восточные заходящие виды, численно уступающие заходящим западным.

Данный район находится на границе округов переходной полосы. Его флора включает 313 видов.

7. Иультинский район. Хотя этот район и соседствует с Чантальским и Экитыкско-Амгуэмским, он имеет мало общего с ними в силу общей обедненности флоры под влиянием Северного Ледовитого океана. К западным Д-видам относятся *Salix tschuktschorum*, *Polygonum laxmannii*, *Saxifraga redowskiana*, *Callitriche subanceps* и др., восточные Д-виды — *Sibbaldia procumbens*, *Phyllodoce coerulea*, *Carex nesophila* и др.

Нужно отметить, что вес многих восточных Д-видов значительно уступает весу западных Д-видов, так как среди первых преобладают условно-восточные (например *Epilobium anagallidifolium*, *Lycopodium alpinum*), т. е. имеющие здесь какой-то фрагмент ареала, а не границу целостного ареала, как у большинства восточносибирских видов. В этом районе встречаются редкие степоиды с *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*.

Флора пос. Иультин насчитывает 233 вида.

8. Гытхытский район характеризуется довольно обширными выходами известняков и соответственно обилием эутрофных тундр с представителями берингийского комплекса кальцефитов, среди которых доминантами являются *Dryas integrifolia* и *Salix rotundifolia*.

Однако очень многие кальцефиты, характерные для известняков востока Чукотского полуострова, в этом районе отсутствуют. Среди восточных Д-видов, обитающих только на известняках, — *Oxytropis gorodkovii* и *Cryptogramma stelleri* — редкие растения в этом районе.

Claytonia tuberosa в этом районе ведет себя как Д-кальцефит, однако этот вид известен также с западной и центральной Чукотки, а в Сеутаканском районе он является обитателем осочников из *Carex stans* на нейтральных и слабокислых субстратах.

Среди западных Д-видов здесь имеют восточный предел распространения на Чукотке *Salix tschuktschorum*, *Poa filiculmis*, *Castilleja pavlovii*, *Erigeron komarovii*. Некоторые из западных Д-видов встречаются в Рекуульском районе, но отсутствуют по другую сторону хр. Искатень (гора Кымыней), это — *Pachypleurum alpinum*, *Silene repens*, *Draba parvisiliquosa*.

Как западные, так и восточные Д-виды занимают различные местообитания, что свидетельствует об оптимальном использовании экологического пространства соответствующими элементами флоры. Однако активность восточных Д-видов несколько выше, чем у западных, часть которых встречается здесь только на скалах.

Видовой состав растений известняков придает флоре, хотя и незначительный, «восточный» оттенок. Только *Oxytropis gorodkovii* — истинно восточночукотское растение, остальные же виды имеют к западу от этого района большую или меньшую дизъюнкцию. Западных видов — 14, восточных — 9 (с заходящими в соседние приамгуэмские районы).

Флора верховьев р. Гытхытхвэоуваам состоит из 280 видов.

9. Рекуульский район. Несмотря на увалисто-озерно-болотный ландшафт, в котором нет того многообразия и контрастов местообитаний, как в гористой местности, в этом районе имеется целая серия континентальных Д-видов. К ним относятся спорадически встречающиеся *Silene repens*, *Salix krylovii*, *Draba parvisiliquosa*, *Carex chordorrhiza* и редкие: *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* (доминант единичных степоидов на южных склонах крупных холмов), *Pachypleurum alpinum*, *Oxytropis middendorffii*, *Potentilla stipularis*, *Polygonum laxmannii* и др. Наконец, обычны континентальные виды, отличающиеся крупными размерами особей: *Pedicularis villosa*, *Dianthus repens*, *Oxytropis wrangelii* — вид, имеющий континентальную генетическую связь, *Rumex graminifolius* s. str., *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Papaver paucistaminum*.

Все перечисленные виды в этом районе имеют краевые восточные местонахождения. Но, кроме того, есть ряд континентальных видов, восточнее встречающихся в основном на скалах, а здесь имеющих более широкую экологическую амплитуду: *Erysimum pallasii*, *Androsace septentrionalis*, *Arnica iljinii* и др.

На фоне многих континентальных Д-видов число океанических Д-видов очень мало, хотя некоторые из них играют заметную роль. Однако подчеркнем, что, предпослав флористическому районированию его историческую трактовку, в данном случае мы имеем возможность это особенно хорошо продемонстрировать.

Ландшафт данного района весьма сходен с ландшафтами Берингии, через северную (континентальную) часть которой происходил обмен биотой между северо-восточной Азией и Аляской континентальными элементами флор. Остатки этих элементов мы и находим теперь в Ванкаремской низменности; ее климатические условия позволяют здесь сохраняться континентальным закрепившимся видам, но препятствуют их новой иммиграции. В период Зырянского оледенения, когда осушался шельф и существовала Берингия, ледник достигал Рекуульского района и оставил здесь ряд конечных морен. По мере его таяния и погружения шельфа некоторые континентальные виды отступили к югу и теперь обнаруживаются на моренах. Часть их (*Polygonum laxmannii*, *Draba parvisiliquosa*, *Oxytropis middendorffii* и др.) не успела добраться до Аляски, затонув вместе с шельфом. Последовавшая за этим океаническая фаза климата Чукотского полуострова оказалась благоприятной для проникновения в этот район наиболее обычных океанических доминантов: *Carex nesophila* и *Rhododendron camtschaticum*. Среди других океанических видов только *Saussurea angustifolia* имеет в этом районе западный предел распространения, тогда как остальные встречаются и на Амгуэме (*Dodecatheon frigidum*, *Smelowskia porsildii* и др.).

Флора Рекуульского центра содержит 231 вид.

III. Субокеанический переходный округ

10. Верхне-Канчаланский район. Здесь начинается «ольховниковый рубеж» (Кожевников, 1973б), проходящий через Мараваамский район в Экитыкско-Амгуэмский; ему сопутствует *Salix boganidensis*. Здесь имеется связь на уровне юго-западных Д-видов с Гытхытским (*Castilleja pavlovii*, *Trollius membranostylis*) и с Верхне-Амгуэмским (*Cassiope ericoides*) районами. Широкая экологическая амплитуда характерна не только для упомянутой *C. ericoides*, но и для *Dicentra peregrina*, которая найдена и в Конергинском районе (Кожевников, 1973а).

В этом районе не найден ни один континентальный ксерофит или другие западные Д-виды. Флора в целом очень сходна с флорой следующего района, в которой имеется ряд специфических западных Д-видов и больше восточных Д-видов.

Флора Верхне-Канчаланского района принадлежит к субокеаническому типу флор, но менее океанична, чем в Эгвекинотском районе. Из восточных Д-видов следует отметить *Minuartia rossii* ssp. *elegans* и *Carex nesophila*.

Флора истоков Канчалана включает 284 вида.

11. Эгвекинотский район. К числу западных Д-видов относятся редкие находки — *Dryas grandis*, *Helictotrichon dahuricum*, *Salix tschuktschorum*, *Gentiana auriculata*, *Taraxacum soczavae* и др. Группа этих видов распределяется по большинству типов местообитаний, оптимально заполняя экологическое пространство района.

Эта же закономерность характеризует и группу восточных Д-видов: *Anemone parviflora*, *Gentiana propinqua*, *Dodecatheon frigidum*, *Cardamine sphenophylla* (определен Юрцевым в сборах Хохрякова в 1972 г.), *Salix ovalifolia*, *Saxifraga eschscholtzii* и др.

Число западных Д-видов в этом районе приблизительно равно числу восточных. Этот район наиболее океаничен в переходной флористической полосе, которую он замыкает. Напомним, что при равенстве числа континентальных и океанических Д-видов этот район лежит на подпровинциальной границе, но тяготеет к Континентальной подпровинции по критерию *Ч*, так как число сибирских и восточносибирских видов здесь в 3 раза больше, чем чукотско-западноамериканских.

Флора окрестностей Эгвекинота насчитывает 353 вида.

Следующие два района относятся к Берингийской подпровинции, к округу, который может быть назван Колючинско-Руддерским; в его пределах необходимы дальнейшие исследования.

12. Сеутаканский район. Только три континентальных вида — *Pedicularis villosa*, *Pachypleurum alpinum* и *Salix krylovii* — имеют в этом районе краевые местонахождения. Характерен большой набор заходящих западных видов, у которых на полуострове резко снижается численность локальных популяций и особей, сужается экологическая амплитуда и они переходят большей частью в реликтовое состояние. Единственный эндем субконтинентальной Чукотки — *Androsace semiperennis* [9] — свя-

---

[9] Скоро будет обнародовано изменение статуса этого вида на подвидовой.

зывает этот район с центральной частью хр. Искатень и средним течением Амгуэмы. Этот вид имеет континентальную генетическую связь будучи очень близким *A. gorodkovii* (Юрцев, 1970).

Из восточных Д-видов примечательны *Smelowskia porsildii*, *Rumex beringensis*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *paradoxum* (последние два таксона замещают более западные *R. graminifolius* и *A. delphinifolium* ssp. *anadyrense*).

Флора района насчитывает 308 видов.

13. Конергинский район. В ландшафтном отношении он является аналогом Рекуульского, относящегося к другой подпровинции. Сходство этих районов выражается в присутствии в них типично горных Д-видов в негорных ландшафтах. В данном районе ярким примером этого является *Dicentra peregrina*. Кроме нее, к западным видам относятся *Utricularia minor*, *Carex aquatilis*, *Saxifraga redowskii*. Эти виды неизвестны в Эгвекинотском районе. Восточные Д-виды — общие с предыдущим районом.

Флора Конергино содержит 250 видов.

Изучение соотношений Д-видов с учетом их географического распространения и истории ландшафтов основания Чукотского полуострова показало, что при дробном флористическом делении (т. е. вплоть до районов) выявляются следующие особенности:

1) Д-виды с редкими местонахождениями часто обнаруживаются в принципиально различных районах, хорошо выделяющихся по другим Д-видам, которые в свою очередь оказываются в каких-то иных районах, где теряют свое значение как хорошие индикаторы. Таким образом, выявляются совокупность налеганий отдельных местных участков ареалов Д-видов с не единичными местонахождениями;

2) многие спорадические на данной территории виды находятся вдали от периферии своих ареалов, характеризуясь сильным рассеянием в в пределах ареала. Такие виды не могут приниматься за Д-виды, поскольку часто неясна причина их местных дизъюнкций и велика вероятность их пропусков. К подобным видам относятся *Gentiana tenella*, *Claytonia tuberosa*, *Draba alpina*, *Acomastylis rossii*, *Oxygraphis glacialis* и многие другие. Районирование только по Д-видам субъективно, так как субъективна значимость многих из них.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1.— Арманд Д. Л. (1952). Принципы физико-географического районирования. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1.— Баранова Е. В., Н. А. Миняев, В. М. Шмидт. (1971). Флористическое районирование Псковской области на фитостатистической основе. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9.— Григорьев А. А. (1966). Закономерности строения и развития географической среды. Избр. теор. работы.— Кожевников Ю. П. (1973а). Новые флористические находки на западе Чукотского полуострова. Бот. ж., 58, 2.— Кожевников Ю. П. (1973б). Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. Бот. ж., 58, 7.— Кожевников Ю. П. (1973в). *Рец.* S. B. Young. The vascular flora of St. Lawrence island with special reference to floristic zonation in the arctic region. Бот. ж., 58, 10.— Кожевников Ю. П. (1974а). Флора и экологические условия Телекайской рощи (Центральная Чукотка). Бот. ж., 59, 4.— Кожевников Ю. П. (1974б). Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей. Бот. ж., 59, 7.— Кожевников Ю. П. (1975). *Рец.* Б. А. Юрцев. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Бот. ж., 60, 11.— Кожевников Ю. П. (1977). Вниз по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой (Чукотский национальный округ). Бот. ж., 62, 4.— Малышев Л. И. (1968). Генетические связи высокогорных флор Сибири и Монголии. Изв. СО АН СССР, 15, 3.— Малышев Л. И. (1973). Флористическое районирование на основе количественных признаков. Бот. ж., 58, 11.— Ребристая О. В., В. М. Шмидт. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11.— Толмачев А. И. (1956). К изучению арктической флоры СССР. Бот. ж., 41, 6.— Толмачев А. И. (1959). Ареал вида и его развитие. В кн.: Проблема вида в ботанике, 1.— Толмачев А. И. (1960). Арктическая флора СССР, 1.— Федина А. Е. (1965). Физико-географическое районирование.— Флора СССР. (1934). I.— Юрцев Б. А. (1956). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, 19.— Юрцев Б. А. (1967). Ботанико-географические исследования на западной и центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. ж., 52, 7.— Юрцев Б. А. (1970). О новых видах растений с Чукотки. Нов. сист. высш. раст., 6.— (Юрцев Б. А.). Yurtsev B. A. (1972). Phytogeography of Northeastern Asia and the Problem of Transberingian floristic interrelations. Amsterdam.— Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7.— Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии.— Юрцев Б. А. (1977). Некоторые вопросы ботанической географии северо-восточной Азии. Бот. ж., 62, 6.— Юрцев Б. А., И. Н. Сафронова. (1973). Дискуссия об отношении комплексного ботанико-географического районирования к неботаническим видам природного районирования. Бот. ж., 58, 1.— Böcher T. W., K. Holmen, K. Jakobsen. (1968). The flora of Greenland.— Good R. (1964). The geography of the flowering plants.— Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.— Ostenfeld C. H. (1926). The flora of Greenland and its origin.— Polunin N. (1940). Botany of the canadian eastern arctic.— Polunin N. (1951). The real Arctic: suggestions for its delimitations, subdivision and characterisation. J. Ecology, 32, 2.— Polunin N. (1959). Circumpolar Arctic Flora.— Porsild A. E., W. J. Cody. (1968). Checklist of vascular plants of the continental northwest territories.— Young S. B. (1971). The vascular flora of St. Lawrenee island with special reference to floristic zonation in the arctic region. Gray Herb, Harvard Univ., 201.

Ботанический институт
АН СССР
им. В. Л. Комарова,
Ленинград.

Получено 18 VI 1976.

SUMMARY

The paper concerns the floristic division of the basis of Chukchi peninsula. Two main methodological points are postulated: 1) the scheme of floristic division must serve to historical investigations of the flora and 2) for floristic division it is necessary to use the formal criteria, allowing to compare the different borders quantitatively.

In our case it was found that the formal criteria for the subdivision of the continental and oceanic subprovinces of Chukotcan province (Yurtsev, 1973, 1974) is the ratio of the sum of siberian and eastsiberian species (i. e. species absent in Alaska) to chucotcan-westamerican species (i. e. species which came from Alaska). The isoline 3—2.5 of that proportion means the subprovincial border (fig. A). This border did not coincide with botanical-geographical border (fig. B), which reflects the modern climatic situation in the region.

The scheme in the figure shows the floristic division on area (rajon in Russian nomenclature). In the intermediate stripe between subprovincial borders the areas are not outlined, but designated as their centres because their borders are not quite clear. In the intermediate stripe, which is devided into two parts (continental — II and oceanic — III) there are 20—25% of the differential species. Each area (region) has 5—16% of them. The last number with consequent taking into account of the volume of the local populations, ecological amplitude and vitality of the species was used for differentiating of the areas and subordinating them to the higher units of the division.

ТОМ 63 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1978, № 1

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018)912 : 581.9

И. Ф. Мусаев

К МЕТОДИКЕ КАРТИРОВАНИЯ АРЕАЛОВ РАСТЕНИЙ

I. F. MUSAYEV. ON THE METHODS OF MAPPING OF PLANT AREAS

На примере анализа 9 карт точечно-контурных ареалов растений флоры СССР обсуждаются методические принципы сбора и частичного и полного использования информации о местонахождениях для получения объективного представления об ареалах видов. Обсуждается вопрос о масштабе и содержании картооснов, используемых для составления карт ареалов. Указывается на трудоемкость технического процесса работы по определению географических координат местонахождений и на возможности использования справочных данных по географическим координатам.

Общие принципы методики картирования ареалов растений и типы карт ареалов достаточно подробно освещены А. И. Толмачевым (1974, с. 28—34). Некоторые вопросы техники учета и обработки данных о местонахождениях растений рассмотрены в нашей статье (Мусаев, 1966). Принципы составления карт ареалов нами освещались также и с учетом возможности использования карт ареалов в ресурсоведческих целях (Мусаев, 1968).

Многие положения, изложенные в тех работах (8—10 лет тому назад), сохраняют, на наш взгляд, свою силу и теперь. Однако наш опыт работы в последние годы по картированию ареалов большого количества видов, а также возросший интерес многих ботаников к картированию ареалов растений вызывают необходимость обсуждения некоторых методических принципов составления карт ареалов, недостаточно освещенных или изложенных ранее не совсем четко и правильно.

Представление об ареале вида мы получаем, когда на карте фиксированы все его известные достоверные местонахождения и оконтурена территория в соответствии с характером распределения местонахождений, с учетом экологии и местообитаний вида. Так мы получаем карту ареала, составленную с использованием наиболее объективного точечно-контурного метода. Для такой карты необходимо иметь картооснову (бланковку) и данные о географических координатах местонахождений вида.

Какого масштаба и содержания должна быть картооснова? Какое количество информации о местонахождениях вида необходимо использовать для получения объективного представления об его ареале? Откуда получить данные о географических координатах местонахождений? Эти вопросы очень актуальны, особенно когда приходится иметь дело с массовым материалом о распространении больших систематических или флористических групп растений. Они здесь нами и рассматриваются.

Масштаб картоосновы для черновой авторской работы может быть самый различный и, по-видимому, принципиального значения не имеет. Какого бы крупного масштаба ни была основа, с абсолютной точностью привязать точки местонахождений к действительным участкам сбора растений в природе невозможно. Ареаграфия не преследует такой цели, и стремиться к этому бессмысленно. Любая маленькая видимая точка на географической карте любого масштаба (разумеется, мы не имеем в виду топографические основы) покроет собою несколько квадратных километров площади. Сами географические карты, кроме того, имеют допущенные искажения в расположении географических пунктов, зависящие от характера проекции сети. При этом разные части одной и той же карты в разной степени искажены. Некоторую неизбежную неточность допускает и фитохоролог при нанесении местонахождений на карту по координатам соответствующих географических пунктов.

Из сказанного не следует, что можно не считаться с масштабом картоосновы и что точечные знаки на карте могут быть любой произвольной величины. Ареаграфическая работа, как любое научное исследование, должна быть выполнена тщательно, точно, с использованием достоверных фактических данных о местонахождениях растений на картооснове соответствующего масштаба. Однако нет особого практического смысла в использовании картооснов слишком крупного масштаба с нанесением на них излишне маленьких точек. Абсолютной точности привязки местонахождений к карте мы здесь все равно не достигаем, а публикация в в печати таких громоздких карт затруднена. Да и составление подобных карт ареалов связано с излишней тратой времени. На эти обстоятельства указывал и Толмачев (1974, с. 28—29).

Масштаб карты должен быть удобным для размещения на ней ареала соответствующего вида. Точки местонахождений должны иметь, очевидно, диаметр до 2 мм, чтобы быть хорошо заметными невооруженным глазом. Если карта ареала охватывает какой-либо ограниченный географический (административный) район, особенно горный (например Кавказ, горная Средняя Азия, Карпаты, Алтай и т. д.), то лучше пользоваться картоосновой более крупного масштаба — от 3—5- до 7—8-миллионного, чтобы не допустить грубых ошибок при нанесении точек на карту. Так, черновые карты кавказских ареалов двух видов, приведенных в настоящей статье (рис. 1 и 2), нами были составлены на картоосновах 3-миллионного масштаба. Таким образом, больший масштаб нужен при выявлении местообитаний видов, распространенных в локальных районах.

Если вид охватывает обширную территорию, особенно равнинную, то, вероятно, достаточно иметь картооснову 15—30-миллионного масштаба. Так, для составления карт ареалов трех широко распространенных видов, приведенных в этой статье (см. рис. 5, 6 и 8), нами использованы картоосновы 17-миллионного масштаба (карта территории СССР). При клишировании карт ареалов для издания их масштаб неизбежно уменьшается не менее чем на 1/4—1/3 часть от исходной величины авторского оригинала.

Желательно, чтобы для каждого географического региона (или административной территории) имелись картоосновы двух типов одинакового масштаба: 1) для черновой авторской работы и 2) для составления издаваемых (чистовых) экземпляров. На бланке для черновой работы основную нагрузку лучше давать в светлой синьке. Она должна отражать градусную сеть, гидрографию, административные границы, дороги, а также географические пункты с их названиями. Для гористых территорий желательно приводить и горизонтали (гипсометрия) в светло-коричневом цвете. Такие насыщенные содержанием картоосновы ускоряют работу, облегчая ориентировку на карте и способствуя более точной привязке местонахождений вида к реальным пунктам карты. Бланковки, предназначенные для составления издаваемых экземпляров карт, должны быть максимально разгруженными. Обычно на них достаточно сохранить гидрографию и градусную сеть. Если карты ареалов составляются для прикладных целей (например для использования в поисковых работах в ресурсоведении), то на бланках могут быть сохранены и административные границы, и центральные города административных единиц, а также гипсометрические данные, если последние при издании карт будут даны в коричневом цвете.

Лаборатория фитохорологии при кафедре ботаники Ленинградского университета располагает картоосновами указанного типа для черновой авторской работы, отпечатанными с матриц «Атласа СССР» 1969 г.

Вся территория СССР отражена на бланке 17-миллионного масштаба, а отдельные ее части — на бланках 3—8-миллионного масштаба.

Теперь о принципах использования информации о местонахождениях растений при составлении карт оконтуренных точечных ареалов.

Казалось бы, здесь все ясно: местонахождения — «точки» сбора образцов растений — это фактические данные об их распространении в природе. При фиксации таких данных на карте мы получаем документальное достоверное представление о распространении растений, их приуроченности к территории определенной протяженности или к тем или иным ее участкам. При оконтуривании такой территории создается представление об ареале данного вида.

Характер распределения местонахождений внутри ареала, т. е. их наличие или отсутствие на тех или иных участках, степень их густоты или разреженности могут быть истолкованы двояко. Если известно, что с территории, занятой данным видом, при ее сплошном флористическом изучении производились повсеместные сборы растений, то, очевидно, фактические данные о местонахождениях будут с детальной точностью отражать характер распространения вида. Однако практически так бывает редко, особенно когда речь идет об ареалах широко распространенных видов. Поэтому чаще всего материалы о местонахождениях дают лишь общее объективное представление о размерах и очертаниях ареала вида, а внутри его — представление о степени изученности отдельных частей ареала и приуроченности вида к тем или иным физико-географическим участкам ареала.

Характер распределения местонахождений на карте ареала вида дает возможность определить менее изученные участки, чтобы впоследствии посетить их. Однако, как бы ни была велика информация о географическом распростанении вида, она не может полностью отразить все его конкретные местонахождения и местообитания, все участки фитоценозов, в которых вид встречается. Но это и не входит в задачи географии растений. Она устанавливает факт приуроченности данного вида к определенным участкам поверхности земли, отражающим соответствующие характерные местообитания вида. Что же касается роли данного вида в конкретных местообитаниях (характер его распределения по элементам рельефа, количество экземпляров на единице площади фитоценоза и т. д.), то это предмет фитоценологии и экологии. Сплошному фитоценологическому (геоботаническому) изучению могут быть подвергнуты определенные участки территории, но не весь ареал какого-либо вида, даже если последний имеет довольно локальное распространение.

Таким образом, информация о географическом распространении разных видов может быть различной полноты: недостаточной, более полной для объективной характеристики ареала или очень обширной. В связи с этим возникает вопрос: какой минимум информации о местонахождениях может быть достаточным для объективного отображения на карте ареала вида? Иначе говоря, когда можно приостановить поиск и нанесение местонахождений на карту ареала вида? В принципе работу можно считать объективно завершенной тогда, когда наносимые на карту новые местонахождения уже не будут влиять на очертания ареала вида и на характер распределения местонахождений внутри ареала.

Однако о распространении многих видов растений мы до сих пор не располагаем достаточно обширными материалами и при составлении карт ареалов приходится выявлять и наносить на карту все известные местонахождения таких видов. Но есть немало широко распространенных видов, обладающих высокой толерантностью, о местонахождениях которых накопилась обширная информация. По некоторым из них есть данные о многих сотнях и даже тысячах местонахождений. Наша многолетняя практика работы подтверждает это. В таких случаях для объективного отображения ареала вида на карте, по нашему опыту, бывает достаточно использовать часть информации о его местонахождениях. Это значительно сокращает время, затрачиваемое на ареаграфическую работу, иногда даже в 2—3 раза.

Составление детальной карты точечного ареала очень трудоемкий процесс. При этом на поиск, определение координат и привязку к карте местонахождений затрачивается во много раз больше времени, чем на инвентаризацию местонахождений в гербариях и по литературным источникам. Кроме того, следует помнить, что информация о местонахождениях бывает очень разнородной. Часть их — это крупные географические пункты или объекты (города, села, озера, речки и участки крупных рек, хребты, вершины гор и т. д.); отыскивать их и привязать к карте несложно. Другие довольно многочисленные местонахождения — это мелкие географические объекты — пункты, урочища, которые редко бывают обозначены даже на картах крупного масштаба. Часто по той или иной причине их названия искажены и разночитаемы и установить истину очень трудно. На поиск (нередко бесплодный, если на картах пункта нет) таких местонахождений затрачивается гораздо больше времени, чем на первую группу географических пунктов. Конечно же, при составлении карты необходимо прежде всего использовать данные о более определенных местонахождениях, а трудные для обнаружения пункты целесообразно отыскивать только в том случае, если они влияют на очертания ареала или на характер распределения «точек» внутри него. При этом следует полнее использовать данные по участкам ареала, где местонахождения разрежены. Там, где местонахождения сосредотачиваются густо, на наш взгляд, достаточно ограничиться информацией, указывающей на большее обилие «точек» вида на этих участках по сравнению с соседними. Этими принципами следует руководствоваться особенно тогда, когда приходится картировать ареалы большого количества широко распространенных видов. В результате не только экономится много времени, но и сами карты не перегружены и легче читаются и публикуются в печати.[1]

Обсуждая научную и практическую правомерность изложенной точки зрения, следует предостеречься от недостаточно обоснованного пренебрежения данными о местонахождениях растений. Лучше нанести некоторый избыток информации на карту, чем допустить искажение характера ареала вида.

Следует указать на общий и достаточно очевидный принцип: при картировании ареалов растений, имеющих локальное распространение, необходимо, по возможности, использовать все сведения об их местонахождениях. Такими растениями обычно являются эндемы тех или иных горных систем в горных странах (Кавказ, Средняя Азия, юг Западной и Восточной Сибири и т. д.) или же виды, встречающиеся в замкнутых равнинных депрессиях. Как правило, о распространении этих видов имеется мало информации — она ограничивается несколькими десятками местонахождений. Если часть местонахождений не удается выявить на картах, их следует перечислить в тексте с ориентировочными указаниями на те районы, в пределах которых эти пункты расположены.

При картировании ареалов достаточно широко распространенных видов необходимость полного или частичного использования фактических данных зависит как от количества имеющейся информации о местонахождениях вида, так и от орографии, от рельефа территории, где вид встречается. Вероятно, следует считать бесспорным принцип использования всего материала, если местонахождения разреженно распределяются на карте ареала. Если же о распространении вида имеется достаточно обширный материал, то степень полноты его использования будет зависеть от характера распространения данного вида. Приведем примеры.

---

[1] *От редакции.* Точечный способ изображения ареалов, как и любой другой, имеет свои преимущества и недостатки (трудоемкость, отражение неполноты информации по части территории). Редколлегия считает весьма дискуссионным положение автора о том, что при составлении карт точечных ареалов массовых видов допустимо сознательное невключение некоторой части известных местонахождений вида в зонах их сгущения (ср. рис. 3 и 4). Даже если различная плотность точек отражает неодинаковую степень флористической изученности населенной видом территории, рекомендация лишает в этом случае карту значительной части местонахождений в зонах их сгущения. На практике возникнет опасность произвольного отбора наносимых пунктов, что может снизить документальную ценность точечных карт ареалов.

Pyrethrum roseum (Adam) Bieb. и *Periploca graeca* L. имеют на Кавказе ареалы с очень сложными очертаниями (рис. 1 и 2). Ареал первого вида приурочен к массивам высокогорий, а второго — к речным долинам и низинам. В таких случаях положение каждого местонахождения на карте сказывается на очертаниях ареала. Следовательно, при картировании ареалов нужно использовать все известные данные об их распространении.

Компактный ареал *Ephedra strobilacea* Bunge ex Lehm. приурочен к равнинным песчаным массивам Туранской низменности (южный Туран). Нам известно более 300 местонахождений этого вида. На некоторых участках ареала они создают значительную густоту, на других — располагаются более разреженно (рис. 3), хотя в целом территория распространения вида достаточно однородная. Характер распределения местонахождений этого вида на карте несомненно в значительной мере обусловлен разной степенью изученности отдельных участков территории. Поэтому в данном случае нам важно получить объективное представление об очертаниях и внутренней структуре ареала вида, но нет необходимости наносить на карту все «точки» там, где они сосредотачиваются очень густо. Для подтверждения этого приводим вторую карту ареала *E. strobilacea* (рис. 4), для которой использовано немного больше половины данных, отраженных на первой карте (около 175 местонахождений).

Виды *Artemisia absinthium* L. и *Plantago major* L. обладают обширными евразийскими ареалами. Будучи растениями рудеральных мест и придорожных участков они являются повсеместно довольно обычными; распространение их тесно связано с деятельностью человека. На рис. 5 и 6 даны карты их ареалов на территории европейской части СССР, которые составлены с использованием всей известной информации о местонахождениях этих видов. Как видно, точки местонахождений *Artemisia absinthium* расположены наиболее густо на территории Молдавии, западной Украины и Армении. На других сопредельных участках эти точки более разрежены. Объяснить это различием географических факторов невозможно. Мне достоверно известно, что молдавские, западноукраинские и армянские ботаники на своих территориях производили более частые сборы, чем ботаники соседних республик и областей. У *Plantago major* (рис. 6) участки с густым расположением точек охватывают Молдавию, прибалтийские республики, окрестности Москвы и Ленинграда. Причина здесь та же. В таких случаях неоправданное загущение местонахождениями отдельных участков ареала будет даже искажать объективную картину распространения растений.

В других случаях, когда распространение видов меньше связано с хозяйственной деятельностью человека, при составлении карт ареалов необходимо полнее использовать данные о местонахождениях и стремиться к сохранению на карте естественного характера их распределения. У таких видов плотное сосредоточение местонахождений может соответствовать их действительно большему обилию на отдельных участках ареала, их ценотическим особенностям. В этом аспекте нами раньше был интерпретирован ареал *Anabasis aphylla* L. (Мусаев, 1968, с. 401). В то же время разреженность или полное отсутствие местонахождений на других участках ареала вида могут быть для него естественным явлением, обусловленным как физико-географическими причинами, так и биоэкологическими особенностями растения. Известно, что ареалы растений могут быть не только дизъюнктивными, но и островными. Сказанное проиллюстрируем следующими примерами.

Calligonum caput-medusae Schrenk имеет обширный целостный ареал в южном и юго-восточном Туране (рис. 7). Однако очертания его очень

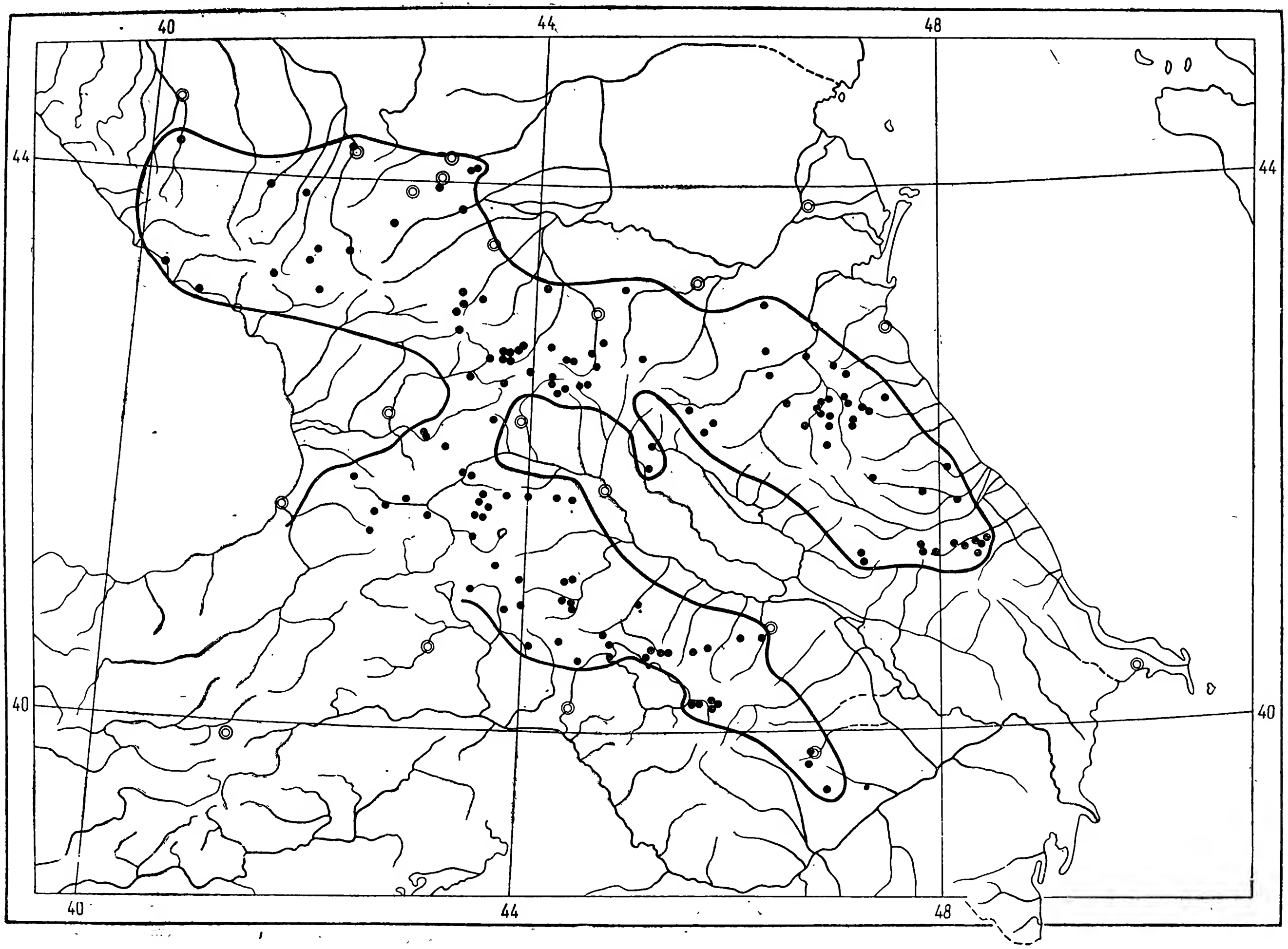


Рис. 1. Кавказская часть ареала *Pyrethrum roseum* (Adam) Bieb.

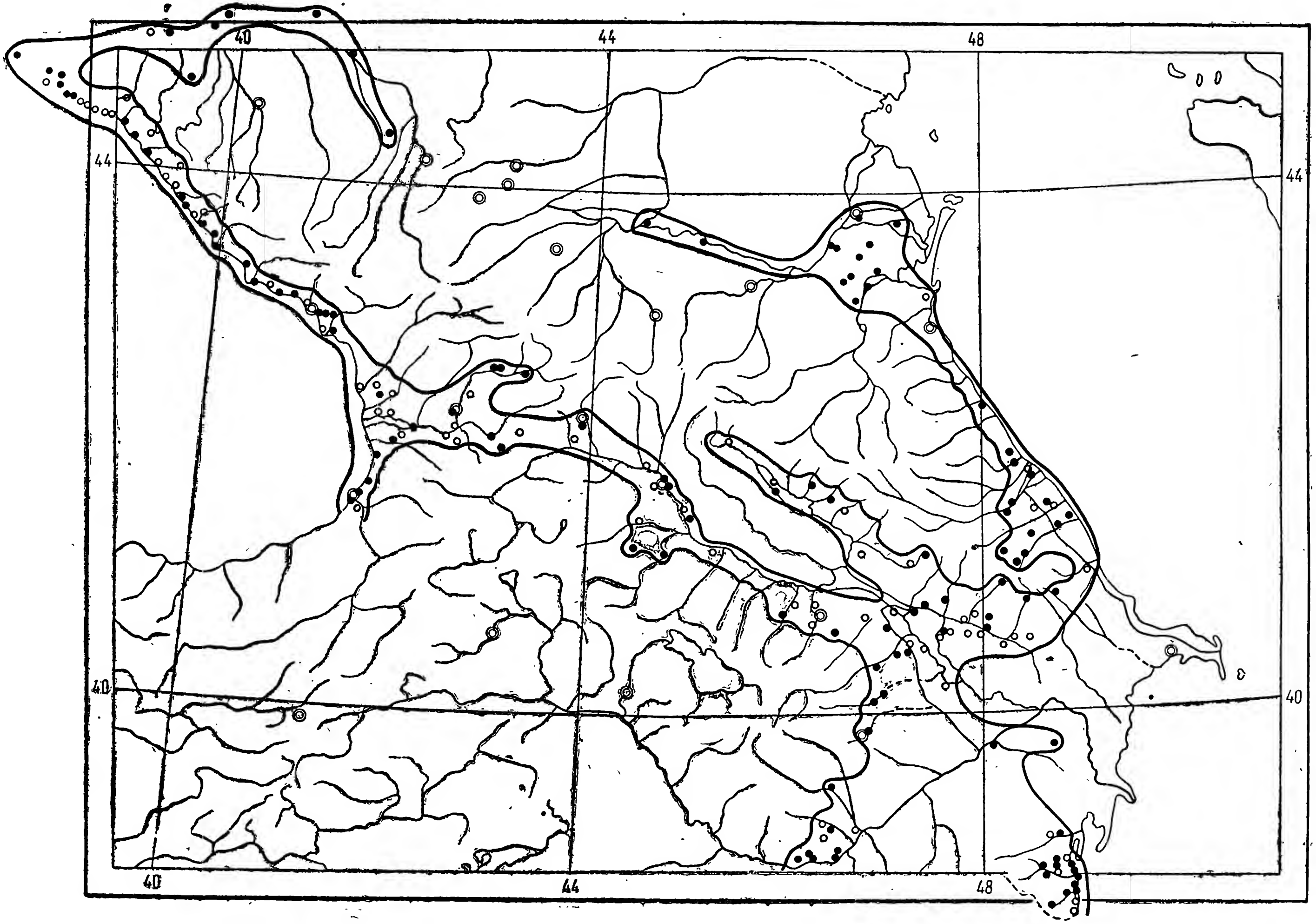


Рис. 2. Кавказская часть ареала *Periploca graeca* L.

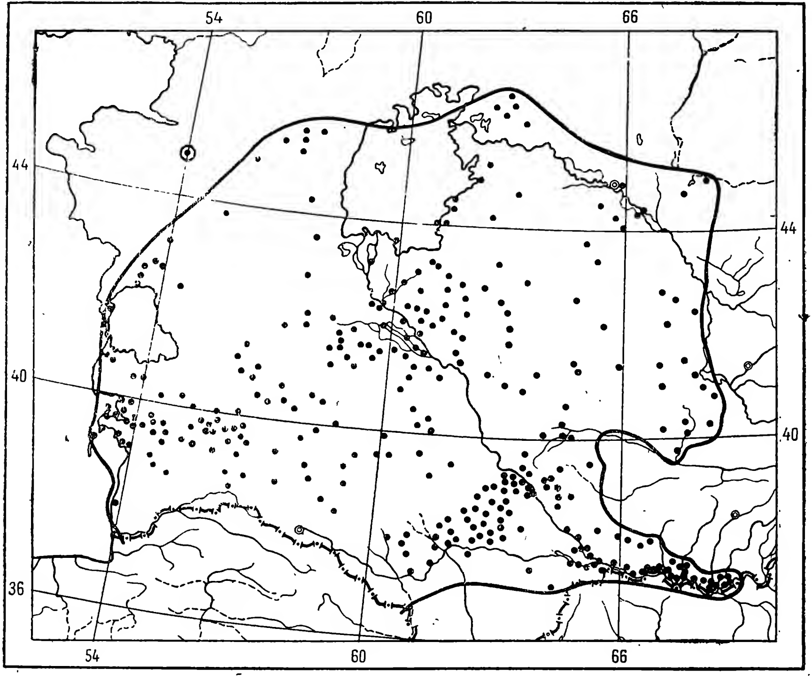


Рис. 3. Туранская часть ареала *Ephedra strobilacea* Bunge ex Lehm., составленная с использованием всех данных о местонахождениях вида (более 300 точек).

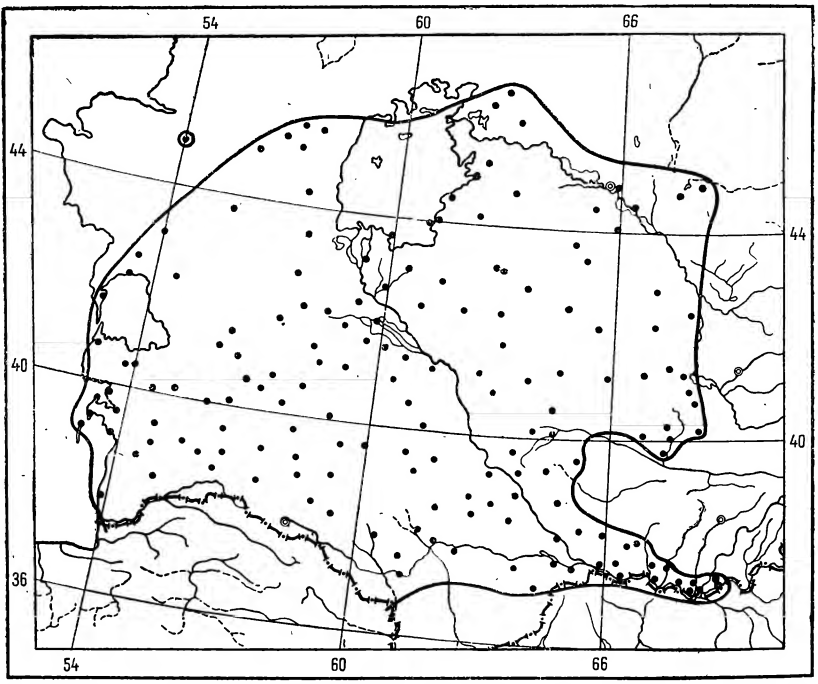


Рис. 4. Туранская часть ареала *Ephedra strobilacea* Bunge ex Lehm., составленная с использованием половины данных о местонахождениях вида (около 175 точек).

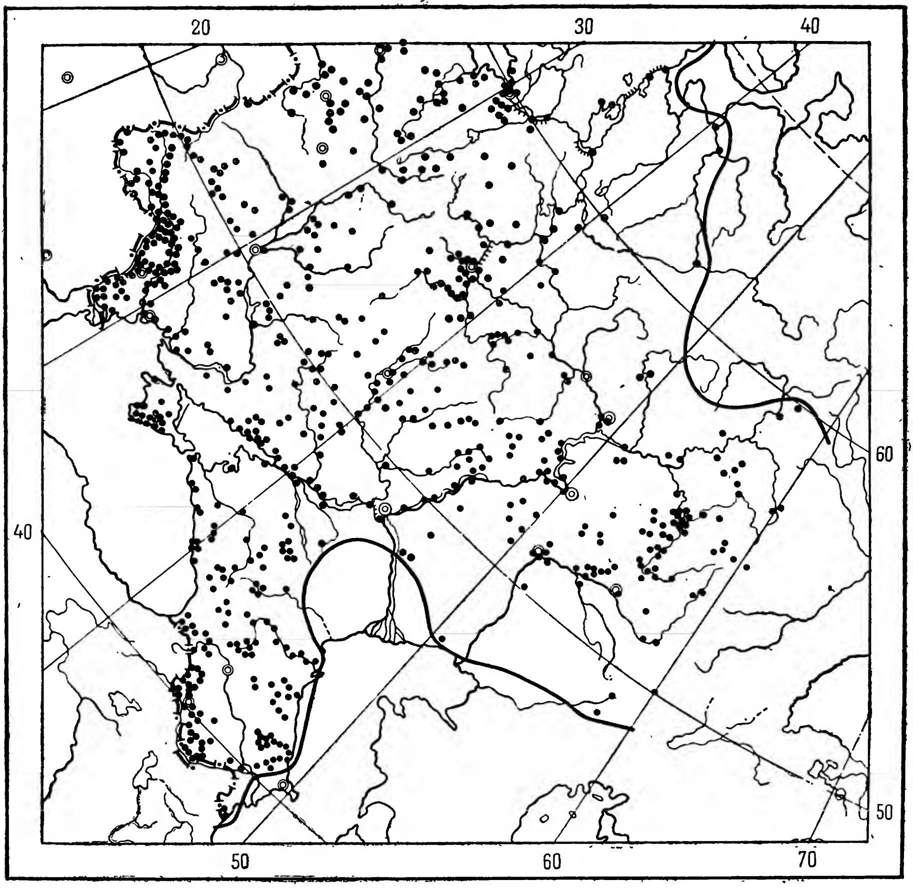


Рис. 5. Распространение *Artemisia absinthium* L. в европейской части СССР.

сложные. По своей экологии вид исключительно приурочен к песчаным субстратам Каракумов, Кызылкумов, Муюнкумов, южного Прибалхашья, а также Ферганской долины. «Островок» его ареала имеется и на песчаном участке на Мангышлаке. Названные песчаные массивы частично отграничены друг от друга окаймляющими их или вклинивающимися в пески гористыми районами Кюрендага, Нуратау, Сырдарьинского Каратау, Джунгарского Алатау. В этих гористых районах, а также в Бадхызе и Бетпак-Дале нет подходящих местообитаний для данного вида, и эти территории остались вне пределов его ареала. Указанными особенностями орографии и объясняются сложные очертания ареала вида.

Внутри ареала местонахождения вида распределены довольно неравномерно, хотя местообитания его однотипные, с песчаными субстратами. Так, более загущенными местонахождения оказались в юго-восточном Прибалхашье, Ферганской долине, в районах Небит-Дага (западная Туркмения), а также по трассе Мары—Бухара. В центральных частях Каракумов, Кызылкумов и Муюнкумов местонахождения более разреженные. Это различие, по-видимому, объясняется тем, что первые участки, близкие к основным дорожным трассам, чаще посещались коллекторами и полнее исследовались, чем последние, менее доступные для сборов растений. В данном случае будет больше объективности, если ограничиться более или менее равномерным насыщением ареала местонахождениями, не стремясь к излишней плотности их расположения на названных выше участках.

На рис. 8 показана часть ареала *Ephedra distachya* L., находящаяся на территории СССР. В отличие от предыдущего вида *E. distachya* на основных песчаных массивах Турана отсутствует, так как здесь нет для

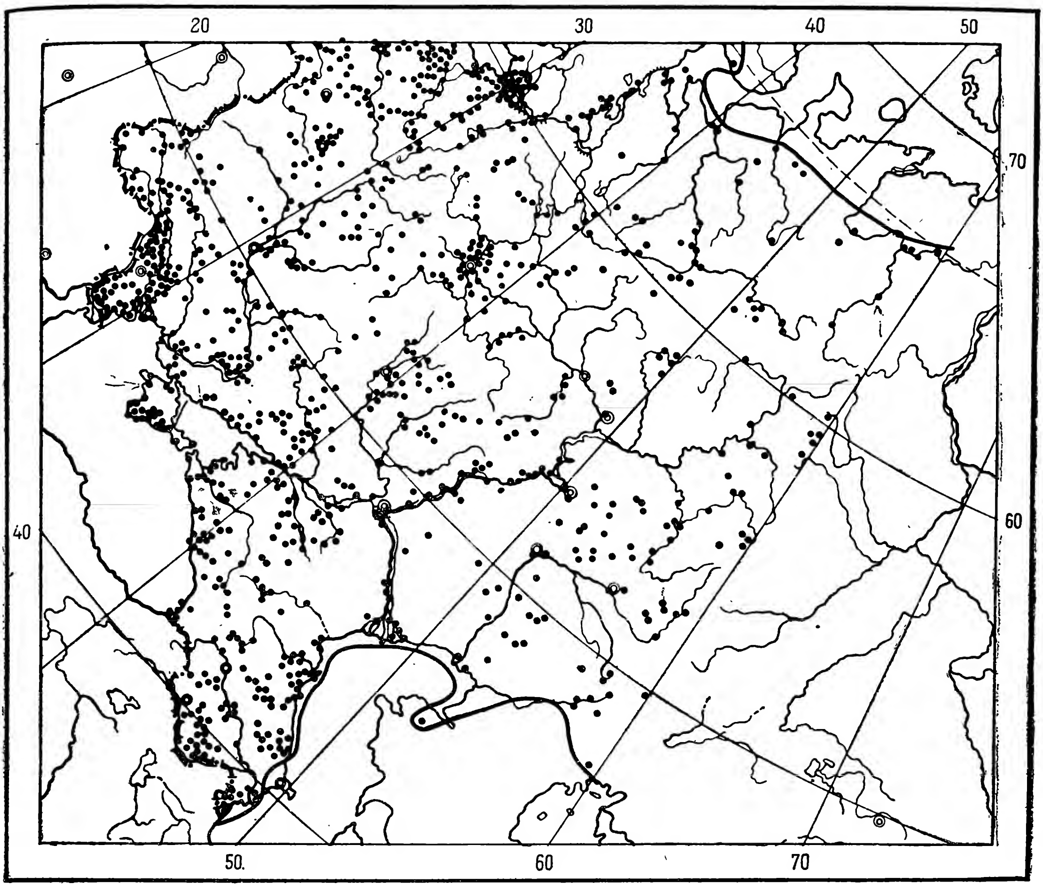


Рис. 6. Распространение *Plantago major* L. в европейской части СССР.

нее подходящих местообитаний. В пределах ареала «точки» более плотно распределены на юге европейской части СССР, а более разреженно — в Казахстане и на Алтае. Причина здесь, на наш взгляд, та же, что и в предыдущем случае, — различная интенсивность сбора растения коллекторами.

Как видно из приведенных примеров, необходимость полного или частичного использования информации о местонахождениях вида при составлении карт точечных ареалов зависит не только от размеров его ареала, орографических особенностей территории, объема имеющейся информации о его распространении, но также от эколого-биологических особенностей данного вида, наших знаний о его местообитаниях и фитоценотической роли. Перед тем как составлять карту ареала вида, необходимо иметь всю доступную информацию о его распространении, а также возможно полнее знать его эколого-биологические, фитоценотические особенности и хозяйственное значение. Все эти данные позволят разумно распорядиться информацией о местонахождениях растения, составить объективную карту его ареала. Механическое же нанесение на карту всех известных местонахождений без выбора нередко может исказить представление о характере распределения местонахождений в пределах ареала вида.

Как известно, наиболее достоверными фактическими данными о местонахождениях видов являются гербарные материалы. Поэтому для составления карт ареалов прежде всего необходимо получить гербарные данные. Справочные сведения о Гербариях СССР опубликованы в печати (Мусаев, 1968, с. 398—399; Васильченко, Васильева, 1975). Лишь при необходимости эти данные нужно дополнить литературными. Конечно,

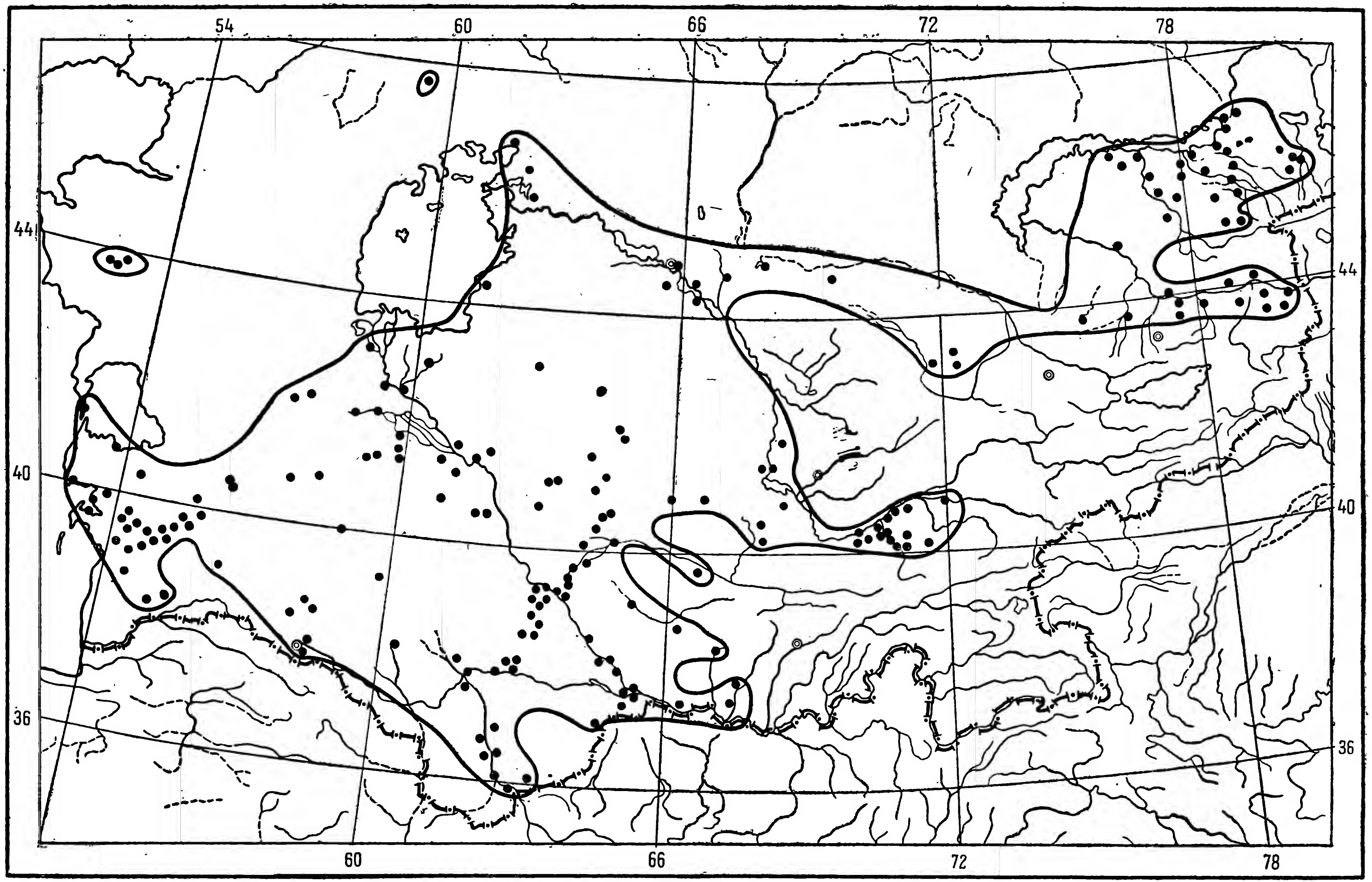


Рис. 7. Карта ареала *Calligonum caput-medusae* Schrenk.

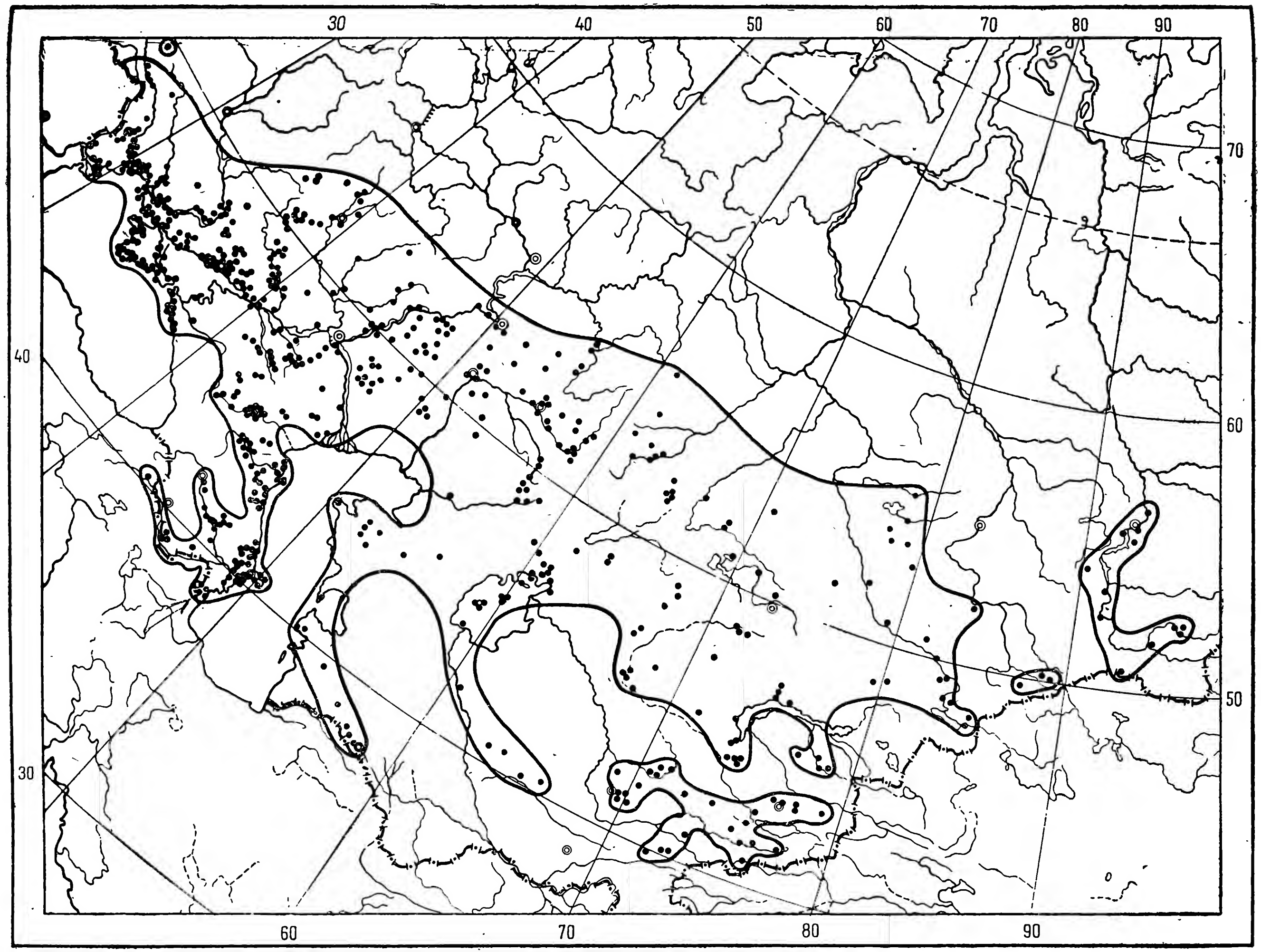


Рис. 8. Карта распространения *Ephedra distachya* L. в СССР по данным ряда Гербариев за исключением Гербария Ботанического института АН СССР.

На карту нанесено около 600 местонахождений.

для большей научной объективности во всех случаях желательно инвентаризовать данные, полученные из всех основных Гербариев СССР и зарубежных стран. Такой учет даст нам первичное представление о географической приуроченности вида. В дальнейшем будет легче определить, материал каких Гербариев важен для нанесения на карту.

Однако у фитохоролога не всегда есть возможность получить данные из всех основных Гербариев. Нельзя ли в таких случаях обходиться материалами одного центрального или нескольких ведущих Гербариев данной страны (например в СССР данными Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР — БИН) или же ограничиться материалами местных гербариев, если картируемые виды являются эндемами какого-либо отдельного района страны (например Кавказа, Средней Азии, Приморья и т. д.)?. Нам представляется это возможным, если речь идет о картировании широко распространенных видов, о местонахождениях которых накоплена обширная информация.

Для примера мы приводим две карты *E. distachya* L., отражающие распространение этого вида в пределах СССР (рис. 8 и 9). Карта на рис. 8 составлена по данным Гербариев Москвы, Украины и Молдавии, Кавказа и Средней Азии, а также ботанических учреждений Российской федерации, исключая Гербарий БИНа. На карте отражено около 600 местонахождений по данным почти 30 Гербариев. Вторая карта (рис. 9) составлена по данным одного Гербария БИНа. На нее нанесено около 650 местонахождений вида.

Сравнивая эти карты, можно заметить их большое сходство. Особенно велика идентичность распределения местонахождений в европейской части ареала (без Кавказа) до Волги. Некоторые отличия наблюдаются в очертаниях ареала лишь в бассейне Амударьи и в предгорьях Тянь-Шаня. По Заволжью и Казахстану больше данных оказалось в Гербарии БИНа, а по Кавказу и предгорьям Тянь-Шаня преобладали данные из других Гербариев. Однако несомненно, что оба варианта карты ареала *E. distachya* дают правильное представление о его общих очертаниях, характере распределения местонахождений внутри ареала и в одинаковой мере могут быть использованы в фитогеографических целях.

Приведенными в статье материалами мы хотели проиллюстрировать не только различные случаи составления карт точечно-контурных ареалов, с которыми нам пришлось встретиться в практической работе, но и показать возможности сокращения времени, затрачиваемого на картирование ареалов. Мы считаем, что во всех случаях данные о местонахождениях следует наносить на карту лишь до тех пор, пока они продолжают влиять на очертания ареала вида или на характер распределения местонахождений внутри ареала. Дальнейшее использование фактического материала практического смысла не имеет, только удлиняет время, затрачиваемое на составление карты, и излишне перегружает карту. Зная, что точечно-контурный метод составления карт ареалов является самым трудоемким и в то же время наиболее объективным и точным, мы здесь обсудили возможности ускорения процессов картирования ареалов и сокращения затрачиваемого на это времени. Тем самым мы хотели усилить внимание ботаников к фитохорологической работе, в области которой у нас в стране сделаны лишь первые шаги.

О других способах картирования ареалов (контурный, штриховой, заливной, сеточный методы и различные их сочетания, установление ценоареала и т. д.) здесь речь не ведется. Все они в известной мере являются производными от основного (исходного) точечно-контурного метода как соответствующее обобщение данных, отраженных этим методом. Иногда с помощью установленного без использования точечного метода ареала указывается лишь приуроченность вида к определенному географическому региону; это целесообразно в тех случаях, когда недостаточно фактического материала о распространении вида, охватывающего весь регион предполагаемого ареала. Такие методы картирования ареалов достаточно полно освещены в литературе.

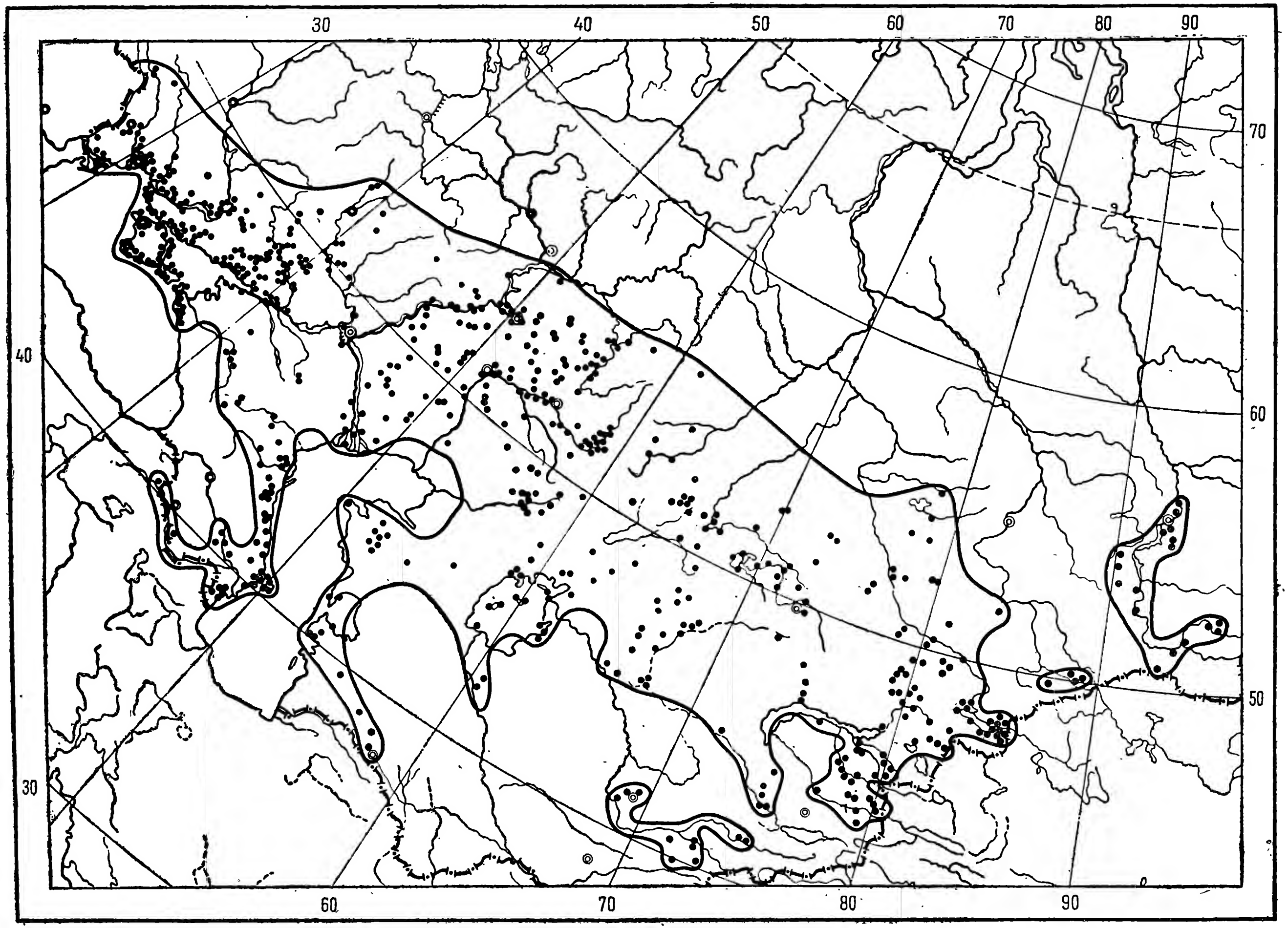


Рис. 9. Карта распространения *Ephedra distachya* L. в СССР по данным Гербария Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

На карту нанесено около 650 местонахождений.

В заключение считаю необходимым рекомендовать ботаникам, картирующим ареалы растений, пользоваться уже имеющимися или накопленными справочными данными о географических координатах местонахождений. Это значительно сократит время, необходимое для работы, особенно если приходится картировать ареалы десятков или даже сотен видов растений. Довольно большая картотека с координатами географических пунктов имеется в лаборатории фитохорологии Ленинградского университета (при кафедре ботаники). Она насчитывает десятки тысяч наименований. Подобная картотека есть и в Томском университете. Кроме того, в ленинградском отделении Библиотеки АН СССР имеются «Газетиры» по территориям отдельных государств и географических районов, изданные в США. В них даны координаты географических пунктов. Издательство «Наука» начало выпускать «Словари географических названий» зарубежных стран, в которых также приводятся координаты географических пунктов.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т., Л. И. Васильева. (1975). Гербарии Советского Союза. Справочник.— Мусаев И. Ф. (1966). К методике и технике учета и обработки материалов о местонахождениях растений при картировании ареалов. Бот. ж., 51, 9.— Мусаев И. Ф. (1968). О некоторых аспектах составления карт ареалов лекарственных растений флоры СССР. Растит. ресурсы, 4, 3.— Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений.

Ленинградский государственный
университет.

Получено 6 II 1976.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.662

В. П. Бочанцев

ЧТО ТАКОЕ *EREMOCHION PUNGENS* GILLI (*CHENOPODIACEAE*)?

V. P. BOTSCHANTZEV. WHAT IS *EREMOCHION PUNGENS* GILLI (*CHENOPODIACEAE*)?

В 1959 г. из Афганистана был описан род *Eremochion* Gilli и единственный вид этого рода *E. pungens* Gilli. В 1975 г. этот вид был перенесен в род *Salsola* L. и стал обозначаться *S. pungens* (Gilli) Podlech.

Занимаясь систематикой рода *Salsola* L., я должен был решить вопрос о месте рассматриваемого растения в системе. Для этого был выписан из Вены тип *Eremochion pungens* Gilli, а из Мюнхена были получены дополнительные материалы по этому виду.

Исследование гербарных образцов позволило составить перечень наиболее характерных особенностей вида: однолетник с очередными ветвями и листьями, рассеянно покрытыми короткими сосочками; листья мясистые, увенчанные шипиком; цветки в расставленных колосовидных соцветиях, собранных в метелки, сидячие, одиночные, расположенные в пазухах прицветных листьев, каждый с двумя мясистыми прицветничками; прицветнички нижних цветков увенчаны шипиком, верхних — без шипика; листочков околоцветника 5, не сросшихся, пленчатых, при плодах несколько разрастающихся и в средней части становящихся губчатыми, но с остающимися пленчатыми верхушками, которые углублены в это время в центре околоцветника, ниже уровня его разросшейся губчатой части; на каждом листочке околоцветника в его средней части во время плодоношения развивается горизонтальное широкое цельнокрайное пленчатое крыло; околоцветник с крыльями достигает 4.5 мм в диаметре; тычинок 5; пыльники овальные, без придатка; тычиночные нити короткие, прикрепленные снаружи подпестичного диска; подпестичный диск мясистый, чашевидный с пятью полукруглыми лопастями; рыльце почти сидячее, головчатое, двулопастное; семена горизонатльные; зародыш спиральный.

Все эти признаки, но особенно своеобразная форма околоцветника при плодах и подпестичного диска, а также короткие тычинки и головчатое рыльце безоговорочно свидетельствуют, что рассматриваемое растение принадлежит к роду *Horaninovia* Fisch. et Mey. От близких видов рода, имеющих очередные ветви и листья, оно хорошо отличается соцветиями с расставленными цветками и плодами.

Horaninovia pungens (Gilli) Botsch. comb. nov. — *Eremochion pungens* Gilli, 1959, Feddes Repert. 62, 1 : 23, Abb. 1. — *Salsola pungens* (Gilli) Podlech, 1975, Mitt. Bot. Staatssamml. München, 12 : 80.

Тип: Süd Afhganistan. Auf sandig-schotterigem Boden in der Halbwüste zwischen Girischk und Kala bist, 880 m, 22 II 1951, fr. n° 2169, A. Gilli (W).

Распространение. Южный Афганистан.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 VIII 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.892 : 631.547.4

Э. А. Елумеев

РАСПУСКАНИЕ И ЦВЕТЕНИЕ ЦВЕТКОВ *ELEUTHEROCOCCUS SENTICOSUS (ARALIACEAE)*

E. A. ELUMEEV. OPENING AND BLOOMING OF FLOWERS *ELEUTHEROCOCCUS SENTICOSUS (ARALIACEAE)*

Установлены фазы распускания и цветения тычиночных, пестичных и обоеполых цветков *Eleutherococcus senticosus* и дана их характеристика. Выделены диагностические признаки цветения разных половых форм.

Свободноягодник, или элеутерококк колючий, *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. — кустарник из семейства *Araliaceae*, распространенный в Приморье, южной части Приамурья (до 52—53° с. ш.) и в южной половине о. Сахалин (Усенко, 1969). В последние годы он получил признание в качестве полноценного заменителя женьшеня и средства повышения продуктивности ряда сельскохозяйственных животных (Брехман, 1968; Фруентов, 1974).

Экспериментальные исследования проводились нами в 1961—1965 гг. в изреженном рубками хвойно-широколиственном лесу на левом берегу р. Силинки в окрестностях г. Комсомольска-на-Амуре. В терминальных зонтиках соцветий цветными нитками были помечены бутоны (120 на мужских особях, 180 — на женских и 60 — на гермафродитном экземпляре). Наблюдения за их распусканием и цветением велись на протяжении всего светового периода суток. Состояние рылец определялось визуально и методом стигматохромии (Robinsohn, 1924). Бутоны и цветки зарисовывались с помощью рисовального аппарата РА-4, установленного на 10-кратной препаровальной лупе.

Общее описание соцветий и цветков свободноягодника колючего дано рядом авторов (Пояркова, 1950; Полетико, 1960; Усенко, 1969). Отмечается, что соцветия — рыхлые шаровидные зонтики, расположенные на концах ветвей по 3—4, реже по одному; верхний — обычно единственный, более крупный, у него больше цветков и длиннее ножка. Цветки обоеполые и однополые, с желтоватыми лепестками у пестичных, бледно-фиолетовыми у обоеполых и тычиночных, с двойным околоцветником, пятичленные. Завязь нижняя, пятигнездная, столбики, сросшиеся в колонку с пятью короткими рыльцами.

В ходе исследований было подтверждено наличие у свободноягодника трех половых форм цветков. Оказалось, что тычиночные и пестичные цветки являются морфологически обоеполыми, однако стерильность гинецея у первых и андроцея у вторых превращает их в функционально однополые цветки. Имеющееся в литературе указание, что цветки у свободноягодника колючего полигамно двудомные (Пояркова, 1950), не подтвердилось.

Было установлено, что у свободноягодника имеется три сексуальных типа растений: мужские с функционально тычиночными цветками, женские с функционально пестичными и гермафродитные с обоеполыми цветками. Поэтому в соответствии с классификацией половых типов растений

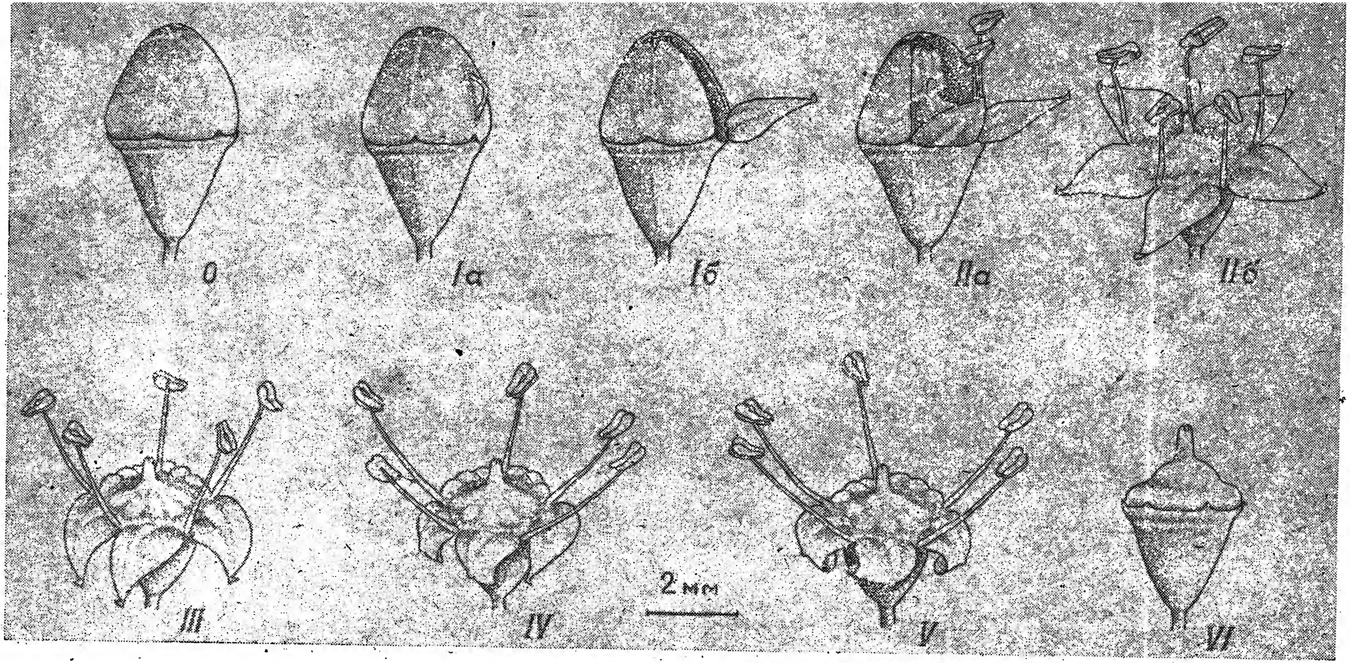


Рис. 1. Фазы распускания и цветения тычиночных цветков *Eleutherococcus senticosus*.
Здесь и на рис. 2 и 3: *цифры* — номера фаз.

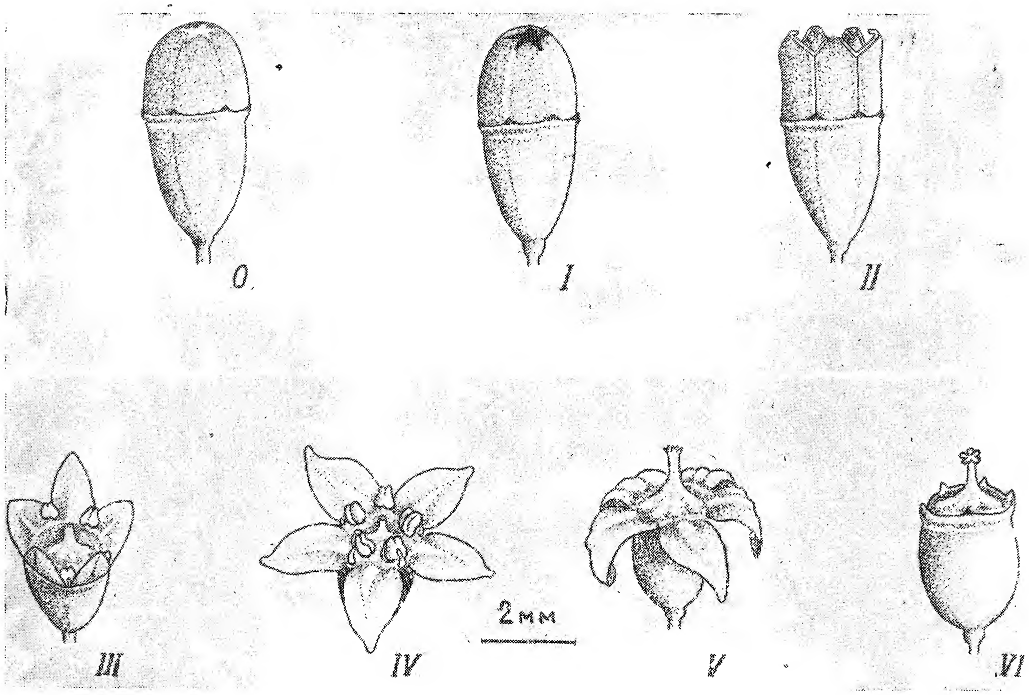


Рис. 2. Фазы распускания и цветения пестичных цветков *Eleutherococcus senticosus.*

(Розанова, 1935) свободноягодник колючий мы должны отнести к группе триойкистов, т. е. к трехдомным растениям. Все три типа растений свободноягодника в период цветения легко различимы по цветкам (Елумеев, 1966, 1968, 1976).

В процессе исследований выяснилось, что популяции свободноягодника в окрестностях г. Комсомольска-на-Амуре неоднородны по своему составу. Среди его мужских особей встречаются формы как с бледно-фиолетовыми, так и с желтоватыми лепестками, среди женских — с желтоватыми, бледно-фиолетовыми и пурпурно-фиолетовыми; у обоих половых типов преобладают желтолепестные формы. Гермафродитные растения свободноягодника встречаются редко. Мы обнаружили лишь один экземпляр, цветки которого имеют розовато-бледно-фиолетовые лепестки.

Как показали наблюдения, раскрывание и цветение функционально тычиночных цветков свободноягодника можно условно разделить на 6 фаз, а у функционально пестичных и обоеполых цветков — на 7; им предшествует нулевая фаза (см. таблицу). За начало раскрывания цветка принято считать отделение от венчика бутона хотя бы одного лепестка, за начало цветения — принятие лепестками горизонтального положения.

Как видно из таблицы, у цветков свободноягодника всех половых форм наиболее длительно протекает процесс расхождения лепестков до отделения их концов (нулевая и I фазы). Это связано с тем, что в местах соприкосновения верхушек лепестков развиваются мелкие зубчики; совокупность встречных плотно смыкающихся зубчиков создает подобие прочного шва, скрепляющего верхушки лепестков (Александров, Добротворская, 1964). Соединение лепестков в бутонах тычиночных и обоеполых цветков настолько прочно, что даже давления распрямляющихся и растущих тычинок на свод венчика далеко не всегда оказывается достаточным, чтобы разъединить верхушки лепестков. Об этом свидетельствуют часто наблюдавшаяся нами плотная сомкнутость части лепестков у распустившегося цветка, а также случаи отрыва нераскрывшегося венчика целиком в бутонах тычиночных цветков.

У бутонов обоеполых цветков ни разу не наблюдались появление у основания венчика светлых пятен, превращающихся потом в выпуклости

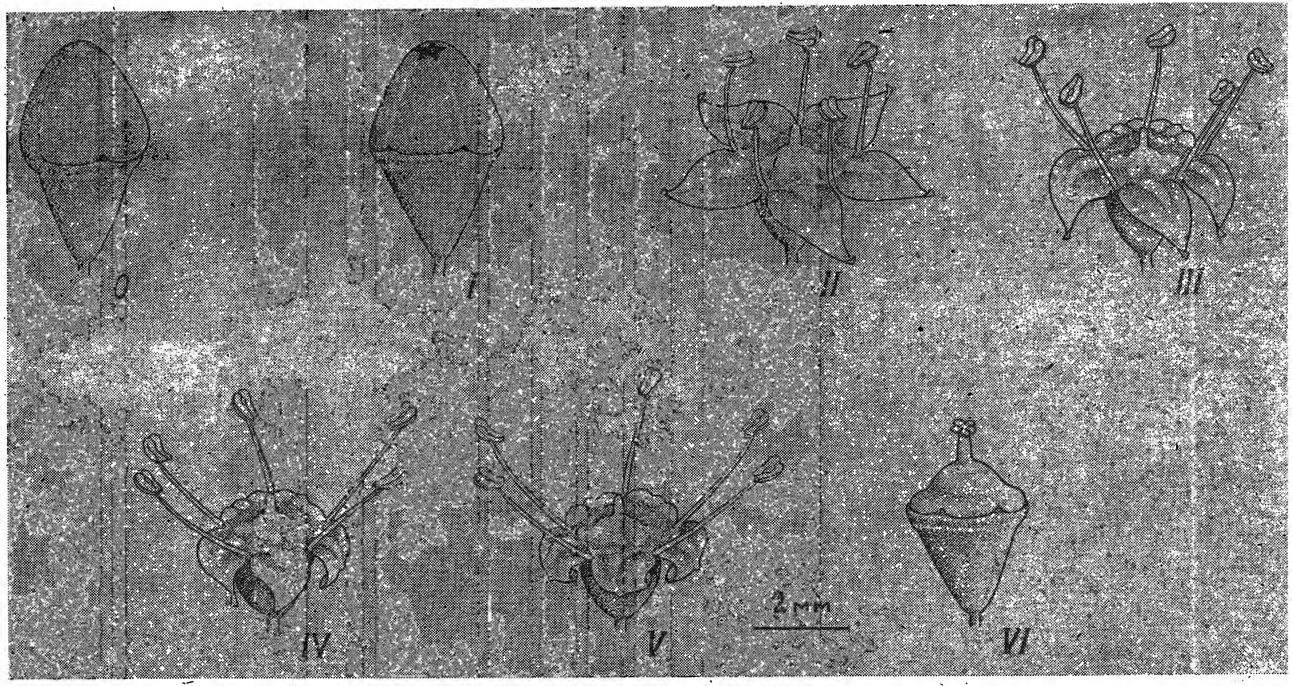


Рис.3. Фазы распускания и цветения обоеполых цветков *Eleutherococcus senticosus.*

Распускание и цветение цветков разных половых форм *Eleutherococcus senticosus*

Фаза	Половые формы цветков		
	тычиночные	пестичные	обоеполые
0	Появление у основания или на вершине венчика светлых полосок, показывающих начало расхождения лепестков (рис. 1, *0*). На светлых полосках образуются трещины до их появления проходит 2.5—33 часа	Появление на вершине венчика светлых полосок (рис. 2, *0*). На светлых полосках образуются трещины; до их появления проходит от 3.5 часа до 1 суток	Появление на вершине венчика светлых полосок (рис. 3, *0*), а потом и трещин; реже трещины появляются несколько ниже вершины венчика или сбоку от него. До появления трещин проходит 6.5—41 час
I	Трещины превращаются в щели; из одной-двух или трех щелей выдвигается согнутая петлей тычиночная нить (рис. 1, *I*а) и, наконец, буквально на глазах, отделяются от венчика 1—2—3 лепестка (рис. 1, *I*б). До отделения лепестков проходит 2—14 час.	Трещины, увеличиваясь, отделяют концы лепестков, что приводит к образованию на вершине венчика щели в виде пятилучевой звездочки (рис. 2, *I*). До отделения лепестков проходит 12—18 час.	Трещины превращаются в щели, которые отделяют концы двух, трех и даже пяти лепестков; в последнем случае на вершине венчика образуется пятилучевое отверстие (рис. 3, *I*). До отделения лепестков проходит 7.5—21.5 часа
II	Лепестки приняли горизонтальное положение. Тычинки вертикальные или лишь слегка отклонились кнаружи (рис. 1, *II*б). В раскрывшемся цветке часть лепестков может оставаться долгое время сомкнутыми (рис. 1, *II*а). До принятия лепестками горизонтального положения проходит 1—7 час.	Щели в местах стыка лепестков достигли примерно половины венчика. Лепестки приняли вертикальное или близкое к нему положение, сохраняя пригнутость своих концов к центру цветка (рис. 2, *II*). До принятия лепестками вертикального положения проходит 3—21 час	После принятия лепестками или большей частью их горизонтального положения тычинки вертикальные или лишь немного отклонились кнаружи (рис. 3, *II*). До принятия лепестками горизонтального положения проходит 6—10 час.
III	Концы лепестков опущены отвесно вниз. Тычинки в большей или меньшей степени отклонены к периферии цветка (рис. 1, *III*). На подстолбии появились различимые лишь в лупу капельки нектара. До принятия лепестками отвесного положения проходит 1—4 часа	Лепестки отклонились кнаружи примерно на 45°. Подстолбие и рыльца приняли белесую окраску, причем последние слегка раздвинулись (рис. 2, *III*)	Концы лепестков опущены почти отвесно вниз. Часть тычинок расположена вертикально, а часть или все немного отклонились кнаружи (рис. 3, *III*). До принятия лепестками отвесного положения проходит 3—6 час.
IV	Лепестки отогнуты к завязи. Тычинки отклонены не менее чем на 60° от вертикального положения (рис. 1, *IV*). На подстолбии обильный нектар. Начали вскрываться пыльники. До начала их вскрытия проходит 1.5—16.5 часа	Лепестки приняли горизонтальное положение. Тычинки вертикальные или слегка отклонены к периферии цветка (рис. 2, *IV*) Отклонение лепестков до горизонтального положения продолжается 18—24 часа, а в ряде случаев заканчивается лишь к вечеру второго дня раскрывания цветка	Лепестки отогнуты к завязи. Тычинки отклонились к периферии цветка на 30—45° (рис. 3, *IV*). Выделение нектара начинается лишь в единичных случаях

Продолжение

Фаза	Половые формы цветков		
	тычиночные	пестичные	обоеполые
V	Лепестки закручены к завязи (рис. 1, *V*). Вскрываются последние пыльники. На подстолбии — мелкие капельки нектара. До вскрытия последнего пыльника проходит 2—24 часа и более	У цветков с окрашенными венчиками лепестки отогнулись отвесно вниз (рис. 2, *V*), а у цветков с неокрашенными венчиками сохранили горизонтальное или близкое к нему положение. Опадают тычинки. Лепестки при прикосновении легко отделяются. На подстолбии некоторых цветков капельки нектара. Завязь заметно увеличилась. Происходит это на четвертый, реже — на пятый-шестой дни цветения	Лепестки закручены к завязи. Тычинки отклонены кнаружи вплоть до принятия ими горизонтального положения. Начали вскрываться пыльники (рис. 3, *V*). На подстолбии — обильный нектар. От начала распускания цветка до выделения нектара и вскрытия пыльников проходит 22—54 часа
VI	Лепестки и тычинки потемнели и начинают опадать, так что вскоре остается одна завязь (рис. 1, *VI*). Подстолбие сухое. Происходит это большей частью на пятый день цветения. Не позднее чем на девятый день опадает завязь	Часть лепестков опала или осталась одна завязь. Столбик сильно удлинился, белесый, с отогнутыми до горизонтального положения сочными, покрытыми сосочками рыльцами (рис. 2, *VI*). На блестящем подстолбии капельки нектара. Цветки издают запах и посещаются насекомыми. Наступает эта фаза на пятый (четвертый или шестой) день цветения	Начали опадать лепестки и тычинки. На подстолбии немногочисленные капельки нектара. Завязь заметно увеличилась в размерах. Столбик белесый с отогнутыми до горизонтального положения фиолетовыми, сочными, покрытыми сосочками и слизью рыльцами (рис. 3, *VI*). Наступает эта фаза большей частью на четвертый-пятый дни цветения.
VII	—	Подстолбие матовое, сухое, слегка потемневшее на периферии. Рыльца сухие, слегка потемнели или приобрели розоватую окраску; нередко в тот же цвет окрашивается и верхняя часть столбика. От нулевой до VII фазы проходит 10—11 (12—13) дней	Подстолбие матовое, сухое, белое. Рыльца сухие, слегка потемнели или окрасились в розовый цвет. Происходит это на четвертый-девятый дни цветения по опадении лепестков

вследствие давления изнутри растущих тычиночных нитей, а также выдвижение из щелей в основании венчика согнутых петлей тычиночных нитей, столь характерных для бутонов тычиночных цветков. Это свидетельствует о более слабом давлении тычинок на венчик бутона, что, вероятно, является причиной замедленного протекания нулевой и I фаз у бутонов обоеполых цветков.

Но особенно медленно распускаются пестичные цветки. До полного раскрытия их проходит от 36 до 87 час., а у обоеполых и тычиночных цветков соответственно — 15.5—54 и 20—69.5 часа. Это связано, на наш взгляд, с малыми размерами тычинок (они в 3.5—4.5 раза короче, чем в тычиночных цветках), которые вследствие этого не оказывают давления на венчик бутона и, возможно, с медленным ростом адаксиальной стороны лепестков.

Нами выявлен ряд особенностей биологии цветков свободноягодника разных половых форм. Пыльники вскрываются продольной щелью. Вскрытие их сопровождается обильным выделением нектара, что происходит на первый-третий дни цветения у тычиночных и на второй-третий дни у обоеполых цветков. Выделение нектара почти полностью прекращается после опорожнения пыльников в тычиночных цветках и становится менее интенсивным к началу созревания рылец в обоеполых.

С опадением лепестков и тычинок в обоеполых и пестичных цветках рыльца приобретают восприимчивость к пыльце. Эту пестичную (женскую) фазу мы назвали постфлоральным цветением. Продолжается она 2—7 дней у обоеполых и до 5—6 (а в отдельных случаях и до 7—8) дней у пестичных цветков. Тычиночная (мужская) фаза отделена от пестичной не менее чем 24-часовым интервалом. Благодаря резко выраженной протерандрии в обоеполых цветках автогамия практически исключена.

И. В. Грушвицкий (1961, с. 259) отмечает две интересные особенности у цветков женьшеня *Panax schin-seng* Nees: «Через два-три дня после опадения тычинок и лепестков рыльца приобретают красную окраску. Это весьма характерная и своеобразная особенность женьшеня. Столбики и рыльца долгое время не высыхают и даже при начавшемся разрастании завязи остаются сочными и свежими». Как видно из приведенной характеристики VII фазы цветения пестичных и обоеполых цветков свободноягодника, красная окраска рылец не является особенностью только цветков женьшеня. И, наконец, сочность и свежесть рылец у женьшеня — не что иное, как постфлоральное цветение. Оно обнаружено нами у обоеполых цветков *Acanthopanax sessiliflorum* (Rupr. et Maxim.) Seem. (Елумеев, 1975), *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim. (Елумеев, 1977), *A. kontinentalis* Kitagawa и *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz. Весьма вероятно, что соответствующая проверка обнаружит постфлоральное цветение и у других аралиевых.

Приведенные в таблице характеристики фаз раскрывания и цветения цветков свободноягодника разных половых форм показывают, что каждой из них свойственны определенные особенности; часть их присуща только этим фазам и может служить их диагностическими признаками.

Так, раскрывание тычиночных цветков занимает лишь несколько минут, а до их полного распускания (принятия лепестками горизонтального положения) проходит не более 7 час. Обильное выделение нектара и вскрытие пыльников сопровождаются отгибанием лепестков к завязи и сильным отклонением тычинок к периферии цветка. Рыльца пестика, сохраняя зеленоватую окраску, не отгибаются в стороны. Добавим также, что тычинки в тычиночных цветках в 1.6—2 раза длиннее лепестков.

Для пестичных цветков характерны следующие признаки: очень медленное (в течение 1—2 суток и дольше) раскрывание «звездочкой», незагибающиеся к завязи лепестки, опадение тычинок с невскрывшимися пыльниками, выделение нектара, сильное (в 1.5—2 раза) удлинение столбика с белесыми, отогнутыми в стороны рыльцами, довольно позднее опадение части лепестков, заметное увеличение размеров завязи. Тычинки в пестичных цветках в 1.6—1.7 раза короче лепестков.

Обоеполые цветки, несмотря на внешнее сходство с тычиночными, отличаются рядом особенностей. Наиболее существенные из них: а) раскрыванию бутона не предшествует выдвижение из щелей в основании венчика согнутых петлей тычиночных нитей, столь характерное для бутонов тычиночных цветков; б) начало выделения нектара и вскрытия пыльников приурочено не к IV, а к V фазе; в) отгибание в стороны созревших, приобретших фиолетовую окраску рылец в период постфлорального цветения; г) заметное увеличение завязи к концу цветения.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., А. В. Добротворская. (1964). Об особенностях организации бутонов цветковых растений. ДАН СССР, 154, 1.— Брехман И. И. (1968). Элеутерококк.— Грушвицкий И. В. (1961). Женьшень. Вопросы биологии.— Елумеев Э. А. (1966). Некоторые данные о цветении и плодоношении свободноягодника колючего. Совещ. по проблемам апомиксиса. Саратов.— Елумеев Э. А. (1968). Цветение свободноягодника колючего. Учен. зап. Хабаровск. гос. пед. инст., сер. хим.-биол., XIII.— Елумеев Э. А. (1975). Цветение акантопанакса сидячецветкового. В кн.: Природные ресурсы и их использование, I. Омск.— Елумеев Э. А. (1976). Трехдомность и половой триморфизм свободноягодника колючего. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 10, 2.— Елумеев Э. А. (1977). Биология цветения аралии маньчжурской. Растит. ресурсы, XIII, 1.— Полетико О. М. (1960). Аралиевые — *Araliaceae* Vent. В кн.: Деревья и кустарники СССР, V.— Пояркова А. И. (1950). Аралиевые — *Araliaceae* Vent. В кн.: Флора СССР, XVI.— Розанова М. А. (1935). Проблема пола у высших растений. В кн.: Теоретич. основы селекции растений, 1.— Усенко Н. В. (1969). Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока.— Фрунтов Н. К. (1974). Лекарственные растения Дальнего Востока.— Robinsohn J. (1924). Die Färbungsreaktion der Narbe-Stigmatochromie, als morphobiologische Blütenuntersuchungsmethode. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Klasse, 1, 133.

Государственный педагогический институт,
Комсомольск-на-Амуре.

Получено 2 X 1975.

УДК 633.2.002.6

В. А. Зайкова

ПРОДУКЦИЯ ФИТОМАССЫ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

V. A. ZAYKOVA. THE PRODUCTION OF PHYTOMASS OF GRASSLAND COMMUNITIES UNDER WARIOUS ECOLOGICAL CONDITIONS

Дана характеристика надземной и подземной фитомассы и описаны ее изменения при удобрении у семи луговых сообществ — звеньев в системе эколого-фитоценотических рядов луговой растительности Карелии. На участках без удобрения отмечена строгая закономерность увеличения общего запаса фитомассы от центрального ценоза, относящегося к настоящим лугам, к ценозам средних и далее к ценозам крайних звеньев психрофильно-пустошного, оксилофильного и гидрофильного рядов. В этом же направлении расширяется соотношение надземной и подземной фитомассы. При удобрении это соотношение сужается за счет более резкого увеличения надземной фитомассы.

Изучение первичной продуктивности луговых сообществ является частью комплексных эколого-геоботанических исследований луговой растительности Карелии, проводимых с 1961 по 1975 г. на стационаре Вороново в Кондопожском районе Карельской АССР.

В последние годы появились две сводки по продуктивности луговых сообществ (Матвеева, 1974; Гуричева и др., 1975), в которых обобщены результаты количественного учета надземной и подземной фитомассы лугов различных типов. По Карелии данных о продуктивности лугов очень мало (Лопатин, Зайкова, 1966, Лопатин, 1971; Зайкова, Елисеева, 1972) и они лишь частично вошли в одну из этих сводок. Настоящая работа является продолжением указанных исследований и характеризует запасы фитомассы луговых сообществ в зависимости от их положения в системе эколого-фитоценотических рядов как в естественном состоянии, так и в условиях длительного эксперимента.

В качестве объектов изучения выбраны семь сообществ, относящихся к наиболее распространенным луговым фитоценозам Карелии и определенным звеньям в системе эколого-фитоценотических рядов (э-ф) луговой растительности Карелии (Раменская, 1958; Зайкова; 1962).

I. Лугоовсяничник бобово-разнотравный. Почва дерново-подзолистая суглинистая. Залежь 20-летнего возраста.

II. Тонкополевичник злаково-бобово-разнотравный. Почва дерново-подзолистая супесчаная. Залежь 40-летнего возраста.

III. Белоусник злаково-калганово-разнотравный. Почва торфянисто-слабоподзолисто-глееватая супесчаная. Послелесной луг.

IV. Щучник черноосоково-незамечаемовейничный. Почва торфянисто-перегнойно-глеевая суглинистая. Послелесной луг.

V. Черноосочник вздутоосоково-собачьеполевицевый. Почва низинная торфяно-глеевая (обедненная). Первичный приозерный луг.

VI. Влажноразнотравник манжеточный. Почва дерново-подзолистая тяжелосуглинистая. Послелесной луг.

VII. Остроосочник топянохвощевый.[1] Почва низинная торфяная, типичная. Первичный приозерный луг.

В каждом из изучавшихся сообществ были выделены два постоянных участка: контрольный (естественный луг, без удобрения) и вариант с поверхностным внесением удобрений, где ежегодно в течение 9 лет (1961—1969) вносились минеральные удобрения в среднем за один год в дозах N 42—56, P 34—40, K 41—53 кг/га; в 1961 и 1965 гг. внесена известь по 2—4 т/га.

Отбор образцов для определения надземной и подземной фитомассы проводился в 1969 г. на фиксированных площадках 25×25 см (0.0625 м^2) в двукратной повторности. Травостой учитывали дважды за сезон. Первый раз травостой срезали в период массового цветения доминирующих растений ценоза 8—20 VII на уровне поверхности почвы вместе с мхами. После срезания на площади учета дополнительно собирали всю оставшуюся живую и отмершую фитомассу. На этих же площадках 20—30 VIII методом выемки по почвенным горизонтам (Шалыт, 1960) отбирали образцы подземной фитомассы.[2] Одновременно с отбором корней еще раз срезали и учитывали развившуюся после первого скашивания надземную фитомассу. Данные двух повторностей складывали и переводили на 1 м^2. В составе надземной фитомассы выделены: живая фитомасса (цветковые), мхи, ветошь+подстилка (отмершие части цветковых). Вегетационный сезон 1969 г. был засушливым, баланс влаги с 20 V по 30 IX составлял 45 мм (В. Д. Лопатин, неопубликованные данные). Сумма осадков в целом за 1969 г. составляла 526.5 мм, средняя годовая температура —1.0°.

Одновременно мы определили средний вес фитомассы одного побега. Для вычисления веса надземной части побега мы вычли из общей надземной фитомассы вес мхов и разделили величину оставшейся массы на число побегов. Средний вес подземной части, приходящейся на один побег, получен делением общей подземной фитомассы на число побегов в ценозе (Работнов, 1968).

Число побегов подсчитывали так: вырезали дернину площадью 10×10 см в четырех повторностях, в каждой из них считали все побеги, полученные данные складывали и делали пересчет на 1 м^2. При подсчете побегов особи растений не вычленяли. В табл. 1 приведены данные подсчетов числа побегов в среднем за 4 года (1961—1963 и 1971).

На рисунке показано местоположение (экологическая позиция) изученных сообществ, определенное по методу координат (Лопатин, Зайкова, 1966, 1972). Положение ценозов в удобряемых вариантах в связи с изменением соотношения компонентов по массе и экологическому составу резко сдвинулось к центру координат и вправо (ряд *C*), где расположены настоящие мезофильные, эумезофильные и эуксеромезофильные луга. Меньше других изменились состав и структура травостоя остроосокового луга (VII) вследствие значительной его обводненности. В целом закономерность распределения по э-ф рядам ценозов удобряемых вариантов осталась такой же, как и на контрольных участках.

На участках без удобрения (контроль) наибольший общий запас надземной фитомассы отмечен в щучковом ценозе (836 г/м^2). Во всех других ценозах запас надземной фитомассы несколько меньше и колеблется от 641.6 до 713.6 г/м^2.

---

[1] В дальнейшем перечисленные сообщества будем называть сокращенно по названию основного доминанта: лугоовсяничник, белоусник и т. д.

[2] Отбор образцов подземной фитомассы проводился В. Д. Лопатиным, им же обработаны материалы по запасам корней.

ТАБЛИЦА 1

Продукция фитомассы (г/м², воздушно-сухой вес) и количество побегов на 1 м² в различных типах луговых сообществ

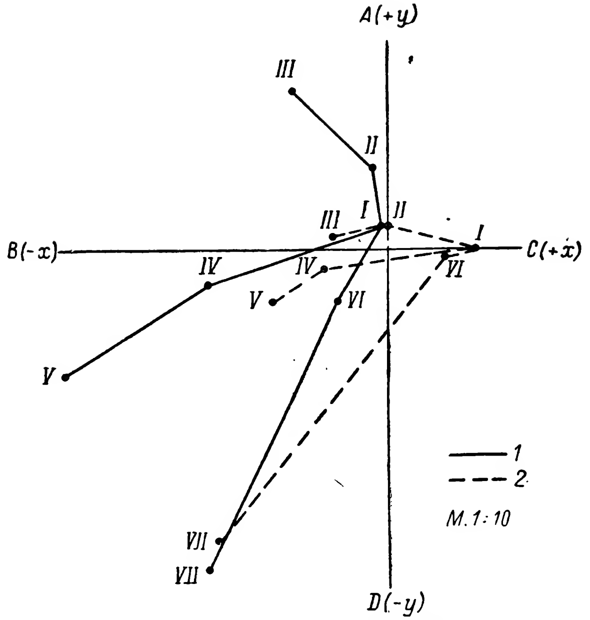
Эколого-фитоценотический ряд	Фитоценоз	Вариант	Число побегов цветковых растений	Надземная фитомасса						Подземная фитомасса			Общий запас фитомассы			Отношение надземной фитомассы к подземной
				живая (цветковые)	мхи	ветошь + подстилка	общая	прибавка, %	на 1 побег (без мхов)	общая	прибавка, %	на 1 побег	всего	прибавка, %	на 1 побег (без мхов)	
Центр рядов (начало всех рядов)	Лугоовсяничник	к	10150	608.0	15.0	70.2	693.2		0.07	1287.0		0.13	1980.2		0.20	1 : 1.9
		уд	10694	1643.0	—	93.6	1736.6	151	0.16	1200.0		0.11	2936.6	48	0.27	1 : 0.7
Психрофильно-пустошный	Тонкополевичник	к	9563	384.2	116.2	146.0	646.4		0.05	1359.0		0.14	2005.4		0.19	1 : 2.1
		уд	13731	812.0	—	156.0	968.0	50	0.07	1424.0	5	0.10	2392.0	19	0.17	1 : 1.5
	Белоусник	к	14431	473.6	120.0	76.0	669.6		0.04	1820.0		0.13	2489.6		0.17	1 : 2.7
		уд	15313	1172.0	—	316.0	1488.0	122	0.10	2358.0	29	0.15	3846.0	55	0.25	1 : 1.6
Оксилофильный	Щучник	к	13056	690.2	21.0	123.8	836.0		0.06	1775.0		0.14	2611.0		0.20	1 : 2.1
		уд	13808	1151.2	15.0	223.4	1389.6	66	0.10	1982.0	12	0.14	3371.6	29	0.24	1 : 1.4
	Черноосочник	к	12581	446.0	144.0	51.6	641.6		0.04	2962.0		0.24	3603.6		0.29	1 : 4.6
		уд	14419	856.0	15.0	73.8	944.8	47	0.06	3446.0	16	0.24	4390.8	22	0.31	1 : 3.7
Гидрофильный	Влажноразнотравник	к	4588	518.0	92.0	80.4	690.4		0.13	1446.0		0.31	2136.4		0.45	1 : 2.1
		уд	5146	665.6	—	141.6	807.2	17	0.16	1498.0	4	0.29	2305.2	8	0.45	1 : 1.9
	Остроосочник	к	3263	359.6	183.0	171.6	713.6		0.16	4188.0		1.28	4901.2		1.46	1 : 5.9
		уд	3600	490.0	82.6	26.8	599.2		0.14	4524.0	8	1.26	5123.2	5	1.42	1 : 7.5

Примечание. Здесь и в табл. 2: к — контроль, уд — вариант с удобрением.

ТАБЛИЦА 2

Изменение некоторых биологических показателей луговых фитоценозов по эколого-фитоценотическим рядам

Показатель	Вариант	Ряды								
		психрофильно-пустошный (*A*)			оксилофильный (*B*)			гидрофильный (*D*)		
		лугоовсяничник	тонкополевичник	белоусник	лугоовсяничник	щучник	черноосочник	лугоовсяничник	влажноразнотравник	остроосочник
Средняя продуктивность одного побега, г	к	0.20	0.19	0.17	0.20	0.20	0.29	0.20	0.45	1.46
	уд	0.27	0.17	0.25	0.27	0.24	0.31	0.27	0.45	1.42
Фитомасса мхов, г/м²	к	15	116.2	120.0	15	21.0	144.0	15	92.0	183.0
	уд	—	—	—	—	15.0	15.0	—	—	82.6
Общий запас фитомассы, г/м²	к	1980.2	2005.4	2489.6	1980.2	2611.0	3603.6	1980.2	2136.4	4901.2
	уд	2936.2	2392.0	3846.0	2936.2	3371.6	4390.8	2936.6	2305.2	5123.2
Прибавка общей фитомассы от удобрений, в % к контролю		48	19	55	48	29	22	48	8	5
Отношение надземной фитомассы к подземной	к	1 : 1.9	1 : 2.1	1 : 2.7	1 : 1.9	1 : 2.1	1 : 4.6	1 : 1.9	1 : 2.1	1 : 5.9
	уд	1 : 0.7	1 : 1.5	1 : 1.6	1 : 0.7	1 : 1.4	1 : 3.7	1 : 0.7	1 : 1.9	1 : 7.5



Положение луговых сообществ в системе эколого-фитоценотических рядов.

A (+*y*) — психрофильно-пустошный ряд (уменьшение богатства почв), *B* (—*x*) — оксилофильный ряд (увеличение застойного увлажнения), *C* (+*x*) — эвтрофно-ксерофильный ряд (увеличение дренированности и богатства почв), *D* (—*y*) — гидрофильный ряд (увеличение проточного увлажнения).

Точками обозначено местоположение сообществ в 1969 г.: *I* — лугоовсяничник, *II* — тонкополевичник, *III* — белоусник, *IV* — щучник, *V* — черноосочник, *VI* — влажноразнотравник; *VII* — остроосочник; *1* — участки без удобрения (контроль), *2* — варианты с удобрением.

Вес надземной части одного побега в злаковых и черноосоковом ценозах равен 0.04—0.07 г; во влажноразнотравном и остроосоковом он увеличивается до 0.13—0.16 г. Такое различие в весе объясняется биологическими особенностями видов, составляющих фитоценоз.

Наиболее ценными хозяйственными показателями отличается лугоовсяничный луг. Он характеризуется наименьшей замоховелостью и наиболее высоким запасом живой фитомассы на удобряемом участке (табл. 1).

Из анализа показателей надземной фитомассы в системе э-ф рядов видно, что закономерности изменения по рядам проявляются по запасу мхов, весу одного побега и отмершей массе (ветошь+подстилка). Содержание мхов и отмершая фитомасса цветковых увеличиваются от ценоза, расположенного в центре рядов (лугоовсяничник), к ценозам средних и еще более — к ценозам крайних звеньев всех рядов (за исключением двух показателей по отмершей массе в белоусовом и черноосоковом ценозах). Вес надземной части одного побега в психрофильно-пустошном и оксилофильном рядах уменьшается к ценозам крайних звеньев, а в гидрофильном, наоборот, увеличивается.

В вариантах с удобрением запас общей надземной фитомассы наиболее резко повысился в лугоовсяничнике и белоуснике (на 151 и 122% соответственно). В остальных сообществах под влиянием удобрения надземная фитомасса увеличилась на 17—66%, а в остроосоковом ее прироста не было. Заметно увеличился при удобрении средний вес надземной части одного побега. В лугоовсяничном и белоусовом ценозах вес побега возрос более чем в 2 раза, несмотря на то что численность побегов несколько повысилась. Во всех сообществах, кроме остроосокового, на удобряемых участках стало более высоким содержание отмершей надземной массы. Закономерности изменения надземной фитомассы в э-ф рядах в вариантах с удобрением примерно такие же, как и в контрольных, но выражены они менее четко (табл. 1 и 2).

Запас подземной фитомассы в минеральных почвах лугоовсяничника, тонкополевичника и влажноразнотравника в вариантах без удобрения составлял от 1287.0 до 1446.0 г/м². На минеральных, но оторфованных почвах щучника и белоусника он возрастал соответственно до 1775.0 и 1820.0, а в торфяных почвах черноосочника и остроосочника — до 2962.0 и 4188.0 г/м².

Средний вес подземной части растений на 1 побег в злаковых ценозах равнялся 0.13—0.14 г, в черноосоковом и влажноразнотравном — 0.24—0.31, а в остроосоковом — 1.28 г.

При удобрении общий запас подземной фитомассы во всех сообществах, кроме лугоовсяничника, увеличился на 4—29%. В лугоовсяничном ценозе увеличения подземной части растений не было. Соответственно и вес подземной части на 1 побег при удобрении возрос очень мало, а в отдельных ценозах даже уменьшился (табл. 1).

Известно, что при ухудшении условий местообитания в ценозе увеличивается запас подземной фитомассы (Волобуев, 1963; Козлова, 1971; Матвеева и др., 1971; Гуричева и др., 1975). В наших исследованиях это положение отмечено ранее (Лопатин, Зайкова, 1966) и подтверждается в настоящей работе. Из табл. 1 видно, что запас подземной фитомассы, ее прирост от удобрений, а также вес подземной массы на 1 побег увеличиваются от лугоовсяничного ценоза, находящегося в оптимальных условиях — в центре э-ф рядов, к ценозам, располагающимся в направлении уменьшения богатства почв и увеличения их обводненности.

Общий запас фитомассы (надземная+подземная) на участках без удобрения был наименьшим в ценозах, расположенных на дерново-подзолистых суглинистых и супесчаных почвах лугоовсяничного, тонкополевицевого и влажнотравного лугов, и составлял от 1980.2 до 2136.6 г/м². На торфянисто-глееватых супесчаных и суглинистых почвах белоусника и щучника общий запас фитомассы увеличивается до 2489.6 в первом и 2611.0 г/м² во втором ценозах. На низинных торфяных почвах черноосочника и остроосочника запас фитомассы достигает соответственно 3603.6 и 4901.2 г/м². При удобрении общий запас фитомассы во всех сообществах увеличился на 5—55%. Как видно из вышеизложенного, это увеличение произошло в основном за счет надземной фитомассы. Подземная фитомасса превышает надземную в контрольных вариантах в 1.9—5.9, в удобряемых — в 0.7—7.5 раза (табл. 1).

Рассматривая изменение общего запаса фитомассы по сообществам в системе э-ф рядов на участках без удобрения, отмечаем строгую закономерность его увеличения от лугоовсяничника, расположенного в центре рядов, к ценозам средних и особенно крайних звеньев рядов. В вариантах с удобрением эта закономерность в двух средних звеньях психрофильно-пустошного и гидрофильного рядов в тонкополевицевом и влажноразнотравном ценозах нарушается.

Общая прибавка фитомассы от удобрений в ценозах оксилофильного и гидрофильного рядов закономерно уменьшается от лугоовсяничного ценоза, где она составляет 48% к ценозам, располагающимся в средних и далее крайних звеньях рядов. И только в психрофильно-пустошном ряду в крайнем звене (белоусник) прибавка была немного выше (55%), чем в лугоовсяничном ценозе (табл. 2).

Очень показательным в системе рядов оказалось соотношение надземной и подземной фитомассы. Оно строго закономерно расширялось от центрального лугоовсяничного ценоза к средним и далее к крайним звеньям всех рядов как в контрольных, так и в удобряемых вариантах. Эти показатели согласуются с данными Е. П. Матвеевой (1967, с. 311; 1974, с. 482) и Н. П. Гуричевой и др. (1975, с. 120), которые отмечают, что с увеличением возраста лугов и изменением условий местообитания в неблагоприятном направлении отношение надземной фитомассы к подземной становится более широким. В наших исследованиях наиболее молодой по возрасту, расположенный в наиболее оптимальных условиях местообитания луговоовсяничный ценоз имеет самое узкое соотношение надземной и подземной фитомассы (контроль — 1 : 1.9; удобрение 1 : 0.7). В ценозах средних и особенно крайних звеньев рядов по мере увеличения возраста лугов и ухудшения экологических условий отношение надземной фитомассы к подземной расширяется в контрольных вариантах до 1 : 5.9, в удобряемых — до 1 : 7.5. При удобрении соотношение надземной и подземной фитомассы во всех сообществах, кроме остроосокового, сужается в результате более резкого увеличения надземной фитомассы. Наиболее узким это соотношение становится при удобрении в лугоовсяничном ценозе, относящемся к настоящим мезофильным лугам. Следовательно, чем лучше экологические условия, тем больше при удобрении увеличивается надземная фитомасса ценоза, тем эффективнее внесение удобрений.

ЛИТЕРАТУРА

Волобуев В. Р. (1963). Экология почв.— Гуричева Н. П., О. М. Демина, Г. И. Козлова, Л. И. Номоконов, К. Д. Степанова. (1975). Продуктивность луговых сообществ. В кн.: Ресурсы биосферы, 1, Л.— Зайкова В. А. (1962). К постановке исследований по поверхностному улучшению луговой растительности Карелии. Бот. ж., 47, 2.— Зайкова В. А., Т. С. Елисеева. (1972). Запасы надземной фитомассы в различных луговых фитоценозах Карелии. Тез. докл. научн. конф. биологов Карелии, посвященной 50-летию образования СССР. Петрозаводск.— Козлова Г. И. (1971). Продукция надземной и подземной частей луговых фитоценозов в разных экологических условиях поймы. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.— Лопатин В. Д. (1971). Краткий очерк луговой растительности Северного Приладожья. В кн.: Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск.— Лопатин В. Д., В. А. Зайкова. (1966). Анализ изменчивости лугов и прогноз эффективности удобрений на основе принципа эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева. Бот. ж., 51, 3.— Лопатин В. Д., В. А. Зайкова. (1972). Метод определения координат в системе эколого-фитоценотических рядов и использование его при изучении лугов. В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов, М.— Матвеева Е. П. (1967). Луга Советской Прибалтики.— Матвеева Е. П. (1974). Биологическая продуктивность лугов СССР (равнинная часть). Растит. ресурсы, X, 4.— Матвеева Е. П., В. М. Понятовская, И. В. Сырокомская. (1971). Биологическая продуктивность наиболее распространенных типов лугов Советской Прибалтики. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.— Работнов Т. А. (1968). Некоторые вопросы изучения структуры подземной части луговых фитоценозов. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.— Раменская М. Л. (1958). Луговая растительность Карелии.— Шалыт М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, II. М.—Л.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 11 X 1976.

УДК 581.9 (47)

В. Г. Сергиенко

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ПОЛУОСТРОВЕ КАНИН

V. G. SERGIENKO. ON THE DISTRIBUTION OF PLANT SPECIES IN THE KANIN PENINSULA

На основе зональности растительного покрова на п-ове Канин рассматриваются данные о распространении видов растений на его территории. Установлено, что 69% видов флоры имеют границы ареалов на этом полуострове. У бореальных видов здесь проходит северная граница распространения, а у видов арктического комплекса (арктические и арктоальпийские) — южная. Третья часть видов флоры Канина представлена широкораспространенными видами.

Исследуя флору п-ова Канин в 1970—1976 гг., мы обратили внимание на некоторую закономерность распределения отдельных видов, связанную с зональностью растительного покрова (Сергиенко, 1973, 1975).

Еще Р. Поле (Pohle, 1903) указывал на различия растительности южной (низменной) и северной (гористой) частей Канина; С. Г. Григорьев (1929) выделил из северной части Канина среднюю и собственно северную, тем самым он наметил разделение территории полуострова по преобладающим типам растительных формаций на три части — северную, среднюю и южную. Более подробное геоботаническое районирование полуострова принадлежит В. Н. Андрееву (1932). На основе зонального различия в растительности трех частей полуострова, соответственно широтному делению С. Г. Григорьева, он выделяет по направлению с севера на юг три подзоны: кочкарниково-мохово-ерниковую, торфяно-бугристую и лесотундровую. А. А. Корчагин (1935) относит самую южную часть Канина к подзоне южной лесотундры с выделением господствующего типа растительности бугристых болот и долинных заболоченных зеленомошных еловых, елово-березовых лесов и пойменных лугов. М. А. Манько (1947) эту же часть полуострова считает лесотундрой, указывая, что здесь лес встречается отдельными оазисами.

А. И. Лесков (1947) в пределах полуострова выделяет три района более крупного порядка: Северо-Канинский округ, входящий в состав Арктической тундровой области; Средне-Канинский и Чешско-Мезенский округа, входящие в состав европейско-сибирской кустарниковой (лесотундровой) области. Эти округа соответствуют трем полосам тундр: моховым и лишайниковым на северном Канине, тундрово-кустарниковым на среднем Канине и лесокустарниковым на южном Канине. Таким образом, почти все авторы выделяют на Канине три зональные полосы растительного покрова. Указанная выше неоднородность растительности Канина находится в определенной связи с современными физико-географическими условиями.

В общих чертах, придерживаясь точки зрения Григорьева (1929), мы проводили южную границу полуострова по р. Семжа—среднему течению р. Вижас с отнесением рек Мгла и Несь к Канину и разделяли полуостров на три части: северную, среднюю и южную.

Территория южного Канина сложена на востоке триасовыми отложениями, а на западе — пермскими глинами и суглинками. На плакорных участках доминируют заболоченные тундры и встречаются островки елово-березовых лесов, а в устьях рек и на приморской низменности развиваются приморские луга — лайды (Сергиенко, 1973, 1975). Преобладают бореальные виды. Влияние бореальной флоры проявилось в участии лесных формаций в сложении растительности южного Канина.

Средний Канин представляет слабохолмистую, сильнозаболоченную низменность, сложенную песчаными и суглинистыми четвертичными отложениями, по большей части перекрытыми торфом. Здесь преобладают крупнобугристые, ерниковые и ивняковые тундры, а по берегу моря и в устьях рек — песчаные дюны и заболоченные лайды, образующиеся на аллювиальных наносах. Здесь также распространены многие бореальные виды, за исключением тех, которые не встречаются севернее полярного предела лесов. Значительное участие в растительном покрове принимают гипоарктические виды. Для этой части Канина следует отметить своеобразие экологических условий прибрежной полосы, сказывающееся на специфическом составе флоры песчаных дюн и приморских лугов.

Северный Канин включает наиболее возвышенную часть территории — хребет Паэ (Канинский Камень) в виде плоского плато высотой в среднем 120—130 м и более (до 240 м) над ур. м. и сложенного верхнепротерозойскими сланцами и парагнейсами. Северный Канин по своему растительному покрову существенно отличается от двух других частей. В его растительном покрове доминируют формации кустарничково-лишайниковых тундр, отмеченные на скалистых обнажениях и щебнистых плато хребта Паэ и прилегающих к нему приморских террасах. Кроме них, распространены кустарничково-моховые тундры, нередко встречаются осоково-пушицевые и осоково-моховые тундры (Сергиенко, 1975). По долинам рек произрастают ивняки, а в устьях рек расположены лайды. Этот район бед-

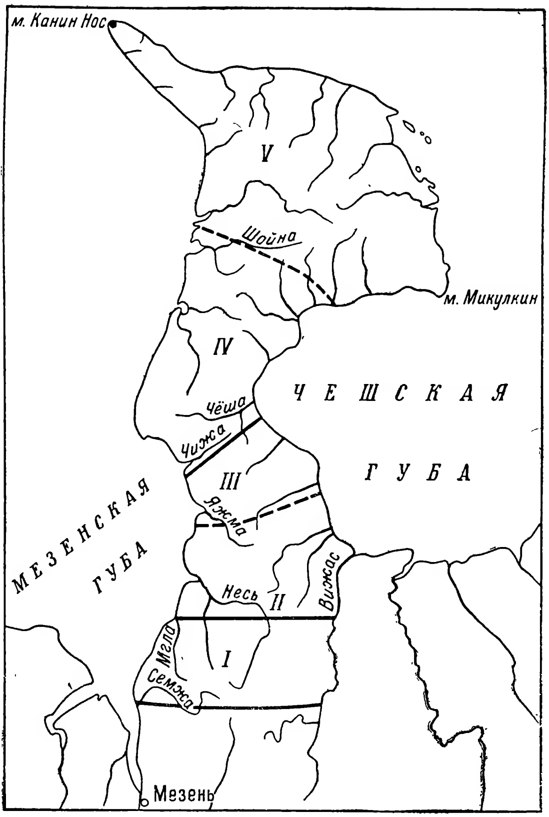


Рис. 1. Зональное деление полуострова Канин.

Подзоны: *I* — северная тайга, *II* — южная лесотундра, *III* — северная лесотундра, *IV* — кустарниковая тундра, *V* — мохово-лишайниковая тундра.

Сплошные жирные линии — границы зон, *штриховые* — границы подзон.

нее бореальными видами, но зато богаче видами с арктическим и арктоальпийским типами ареалов по сравнению с южным и средним Канином.

Согласно геоботаническому районированию п-ва Канин Андреевым (1932) и Лесковым (1947) и принимая во внимание распространение основных типов растительных формаций (Сергиенко, 1975), для территории полуострова мы выделяем три зоны и пять подзон растительного покрова: таежную зону с подзоной северной тайги, лесотундровую зону с двумя подзонами (южной и северной лесотундры) на южном Канине; тундровую зону с двумя подзонами (кустарниковых тундр) на среднем Канине и (мохово-лишайниковых тундр) на северном Канине (рис. 1). Южнее моховолишайниковых тундр северного Канина территорию, расположенную от р. Шойна до линии Чижа—Чёша, включая бассейны этих рек, относим к подзоне кустарниковых тундр. В северной лесотундре от р. Яжма до линии Чижа—Чёша преобладают тундровые группировки, а небольшие островки леса и редколесья приурочены к дренированным и защищенным местообитаниям в верховьях рек. В южной лесотундре от р. Яжма до р. Мгла тундровые группировки остаются только на водоразделах, где зимой сохраняется небольшое количество снега, а большая часть территории этой подзоны занята лесными сообществами. На сравнительно небольшой территории южного Канина расположена подзона северной тайги, граница которой проходит южнее линии, проведенной от р. Мгла на восток более или менее параллельно полярному кругу до р. Вижас.

Для географической характеристики флоры Канина, насчитывающей, по имеющимся в настоящее время данным, 483 вида, мы используем схему А. И. Толмачева (1962), несколько видоизменив ее. В числе широтных (зональных) географических групп видов мы выделяем арктические, арктоальпийские, гипоарктические и бореальные виды. Гипоарктоальпийские

(Толмачев, 1962) рассматриваем в группе гипоарктических видов. К группе бореальных видов условно относим плюризональные, водные и малочисленные бореально-неморальные виды, которые на исследуемой территории имеют северные пределы распространения. Основные долготные (меридиональные) группы видов подразделяем на циркумполярные, евразиатские, евросибирские, европейские и амфиатлантические. Сибирские виды мы не выделяем, так как в основу схемы положен принцип географического распространения видов. Они по своему происхождению для нашей территории входят в группу евросибирского географического распространения. Их всего 25.

Основная часть флоры рассматриваемой территории сформирована видами бореального комплекса — 266 (55%), подчиненное положение занимают виды арктоальпийские — 82 (17%), арктические — 78 (16%) и гипоарктические — 57 (12%). В долготных географических группах доминирующую роль играют циркумполярные или почти циркумполярные виды — 199 (41%) и евразиатские — 130 (27%). Отмечен 81 европейский вид (17%) и 59 видов (12%) евросибирских. Немногочисленную группу составляют амфиатлантические виды — 14 (3%).

Изучая распространение растений, мы обращали внимание прежде всего на выявление северных пределов распространения бореальных видов и южных пределов арктических и арктоальпийских видов на п-ове Канин и отчасти на сопредельных с ним территориях. Во флоре Канина можно выделить виды, произрастающие более или менее по всему полуострову (широкораспространенные виды), и виды, приуроченные к его определенным частям (южные, северные, западные, восточные и редкие). Значительное число южных (бореальных) видов встречается только на южном Канине, другая их часть достигает среднего Канина, а незначительная часть распространена и на северном Канине до берегов Баренцева моря, имея здесь северные границы своего ареала. Наоборот, южные границы распространения северных видов (арктических и арктоальпийских) проходят на среднем и южном Канине. Гипоарктические виды относительно равномерно распространены по всему полуострову. Такая широтная зональность флоры, ярко проявляющаяся в распространении отдельных групп видов, связана с зональностью растительного покрова, которая является результатом географического положения Канина и его значительной протяженности с юга на север.

Мы изучали участие видов разных широтных географических групп в сложении растительного покрова подзон полуострова. Эти данные отражены в таблице.

Участие видов разных географических групп в сложении растительного покрова подзон п-ова Канин

Группы видов, %	Подзоны				
	северная тайга	южная лесотундра	северная лесотундра	кустарниковая тундра	мохово-лишайниковая тундра
Бореальная	100	94	57	44	32
Арктическая	15	24	37	52	100
Арктоальпийская	15	24	35	55	100
Гипоарктическая	51	53	54	53	53

Примечание. Процент вычислен от общего числа видов данной группы во флоре полуострова.

Из таблицы видно, что группа бореальных видов приурочена в основном к границе леса: максимальное их число на южном Канине в подзонах северной тайги и южной лесотундры — 100 и 94%, а минимальное — на северном Канине в подзоне мохово-лишайниковых тундр — 32%. Распределение группы арктических видов и арктоальпийских видов сходно. Они распространены в подзоне мохово-лишайниковых тундр — 100%,

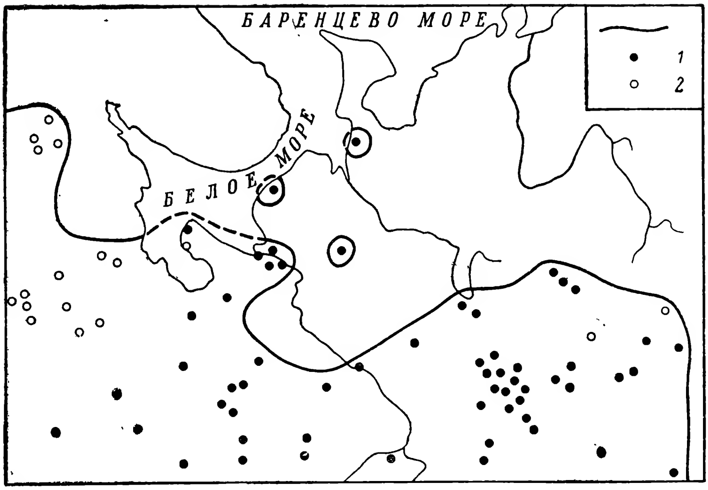


Рис. 2. Распространение на севере европейской части СССР *Carex elongata* L.

Здесь и на рис. 3—7: *сплошная жирная линия* — граница ареала, *1* — местонахождения по гербарным данным, *2* — местонахождения по литературным данным.

и совсем небольшое число этих видов доходит до подзоны южной лесотундры (24%) и подзоны северной тайги (15%). Группа гипоарктических видов представлена сравнительно одинаково во всех подзонах — 51—54%.

По характеру распространения на п-ове Канин рассматриваемые виды могут быть подразделены на следующие группы: бореальные виды, имеющие северные границы распространения на южном и среднем Канине; бореальные виды, заходящие на северный Канин; бореально-неморальные виды, заходящие на южный Канин в район лесотундры; виды арктического комплекса (арктические и арктоальпийские), распространенные по всему полуострову; виды арктического комплекса, имеющие южную границу распространения по долине р. Несь; виды арктического комплекса, не встречающиеся южнее бассейна р. Шойна; виды арктического комплекса, встречающиеся только на северном Канине; гипоарктические виды, распространенные по всему полуострову; гипоарктические виды, имеющие границу распространения на среднем Канине.

Виды первой группы (бореальные виды, имеющие северные границы распространения на южном и среднем Канине) широко распространены в таежной зоне Европы или Евразии. Часть их не доходит до границы древесной растительности на полуострове и не встречается севернее островков леса по долине р. Семжа (южный Канин). К ним относятся виды:[1] *Actaea erythrocarpa*, *Duschekia fruticosa*, *Carex salina*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ligularia sibirica*, *Maianthemum bifolium*, *Potamogeton pectinatus*, *Prunella vulgaris* и *Salix myrsinifolia*.

Значительное число лесных, луговых и болотных бореальных видов, входящих в эту группу, имеют северную границу распространения на южном Канине, по долине р. Несь (Сергиенко, 1973). К ним относятся следующие виды: *Atragene sibirica*, *Aconitum septentrionale*, *Carex elongata*, *C. vesicaria*, *Chenopodium album*, *Crepis sibirica*, *Elytrigia repens*, *Fragaria vesca*, *Galium boreale*, *Larix sibirica*, *Leontodon autumnalis*, *Mulgedium sibiricum*, *Padus avium*, *Pinus sylvestris*, *Plantago major*, *Phragmites australis*, *Paris quadrifolia*, *Populus tremula*, *Polygonum aviculare*, *Ribes nigrum*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*, *Salix pentandra*, *S. triandra*, *Silene vulgaris*, *Trifolium pratense*, *Valeriana officinalis* s. l., *Vicia cracca*, *Utricularia vulgaris*, *Bromopsis inermis* и др.

---

[1] Названия растений до сем. *Caryophyllaceae* включительно цитируются по «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1970, 1974), а с сем. *Nymphaeaceae* — по «Флоре СССР» (1937—1964).

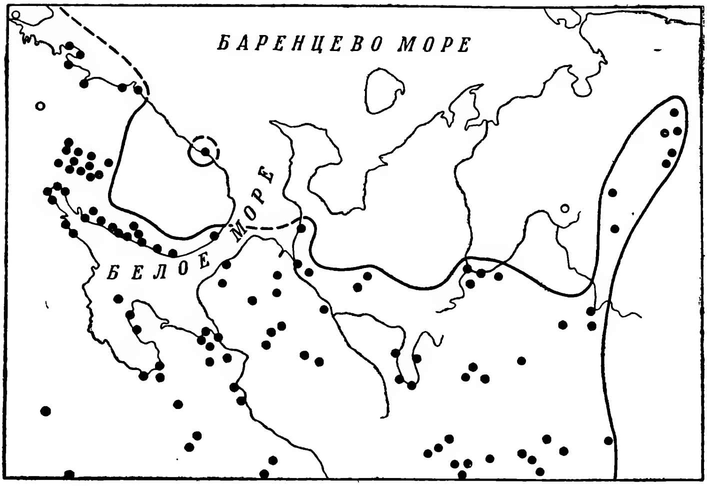


Рис. 3. Распространение на севере европейской части СССР *Leontodon autumnalis* L.

Часть этих видов едва достигает полярного предела лесов на севере европейской части СССР, например *Carex elongata* (рис. 2), *Oxalis acetosella*, а другие виды (*Gnaphalium sylvaticum*, *Leontodon autumnalis*), хотя и встречаются на Канине у границы леса, но распространены на северо-западе европейской части СССР гораздо шире и заходят в тундровые районы Скандинавии (рис. 3).

На среднем Канине (в бассейне р. Шойна) северную границу имеют следующие виды бореального комплекса: *Eleocharis palustris*, *Carex vaginata*, *Galium uliginosum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Heracleum sibiricum*, *Lathyrus palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Moehringia lateriflora*, *Orthilia secunda*, *Salix arbuscula*, *Trifolium repens*, *Veronica serpillifolia*, *Juncus bufonius*, *J. filiformis* и др. Почти все они на своем северном пределе распространения приурочены к кустарниковым тундрам и к редколесьям на Шемоховских сопках. Некоторые бореальные широкораспространенные на Канине виды заходят и в гористую часть северного Канина: *Alopecurus pratensis*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Chamaenerion angustifolium*, *Delphinium elatum*, *Dianthus superbus*, *Equisetum silvaticum*, *E. palustre*, *E. pratense*, *Hippuris vulgaris*, *Lemna minor*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Moneses uniflora*, *Parnassia palustris*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Myosotis palustris*, *Poa pratensis*, *Trollius europaeus*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Veronica longifolia*, *Vicia sepium*, *Viola epipsila*, *Urtica dioica* и др.

Распространение большинства этих видов в северной части полуострова связано с ивняковыми зарослями в долинах рек, под пологом которых создается особый фитоклимат с небольшими температурными колебаниями. Кустарники, по-видимому, сыграли определенную роль в сохранении многих бореальных видов во времена послеледникового термического максимума.

Большинство бореальных видов относится к реликтам лесных массивов (Толмачев, 1927; Тихомиров, 1941), которые после деградации, вызванной изменением климата в позднем голоцене, остались под прикрытием кустарниковых зарослей на освобожденных от леса тундровых пространствах европейского севера, и в частности на Канине. Поэтому для этих видов характерна приуроченность к тундре в области былого облесения, что подтверждается и палеоботаническими данными и изучением отложений торфа (Благовещенский, 1946; Карлов, 1961). Это позволяет говорить, что в сравнительно недавнем прошлом не только южный, но и средний Канин были облесены. Распространение бореальных видов на северном Канине связано с тем, что они находят для своего развития

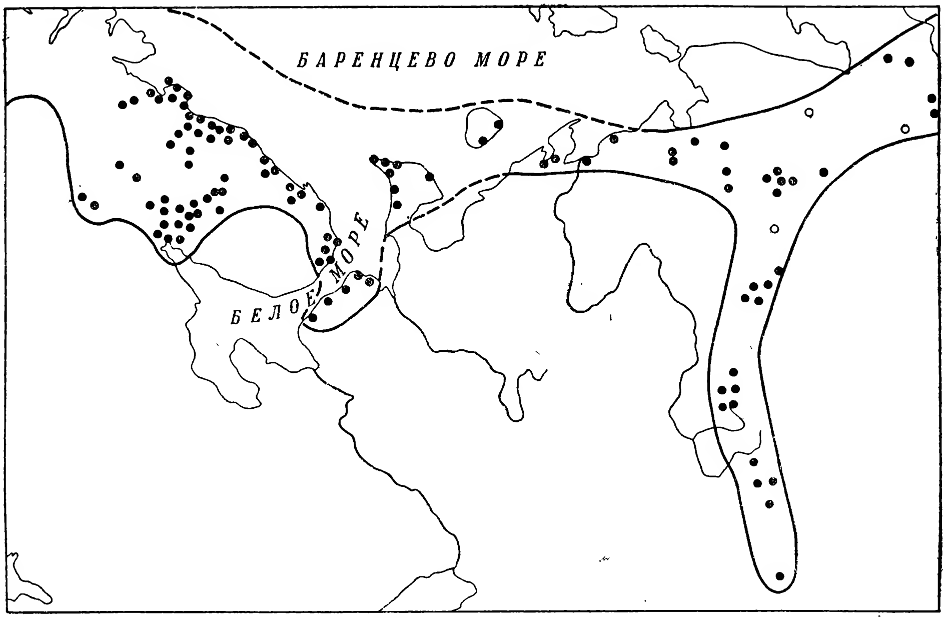


Рис. 4. Распространение *Diapensia lapponica* L.

благоприятные эдафические и экологические условия по долинам рек и под пологом кустарников.

Кроме бореальных видов, во флоре Канина присутствует небольшое число более теплолюбивых видов, тяготеющих к неморальному комплексу. Это виды, распространенные только на южном Канине и встречающиеся в лесных и луговых формациях — редколесьях, островках леса и пойменных лугах: *Daphne mezereum*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria nemorum* и др. Их можно отнести также и к бореальным видам при широкой трактовке этого понятия; севернее предела распространения лесов на Канине они не встречаются.

Виды арктического комплекса (арктические и арктоальпийские) имеют в пределах Канина южные границы распространения, причем арктические виды распространены только в Арктике, а арктоальпийские — как в Арктике, так и в горах Евразии. Для последних характерен разорванный ареал (Миняев, 1965; Павалаке, 1976). Немногие виды арктического комплекса произрастают по всему полуострову: *Arctous alpina*, *Carex glareosa*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *C. stans*, *C. subspathacea*, *Diphasium alpinum*, *Lathyrus aleuticus*, *Potentilla egedii*, *Stellaria calycantha*.

По долине р. Несь на южном Канине проходит южная граница распространения следующих арктических и арктоальпийских видов: *Carex lapponica*, *Hieracium alpinum*, *Koeleria pohleana*, *Phleum alpinum*, *Poa alpigena*, *P. alpina*, *Puccinellia capillaris*, *Ranunculus hyperboreus* var. *hyperboreus*, *R. pallasii*, *Senecio congestus*, *Viola biflora* и др. На северном Канине в районе хребта Паэ эти виды часто являются эдификаторами в соответствующих местообитаниях, а на среднем и южном Канине они встречаются очень редко. Южнее бассейна р. Шойны, на среднем Канине не произрастают такие виды арктического комплекса, как *Armeria labradorica*, *Diapensia lapponica*, *Luzula spicata*, *Oxytropis sordida*, *Valeriana capitata* и др.

Основная часть видов, относящихся к арктической и арктоальпийской группе, встречается только на севере Канина в районе хребта Паэ: *Arctagrostis latifolia*, *Artemisia tilesii*, *Betula tundrarum*, *Castilleja lapponica*, *Carex maritima*, *C. tripartita*, *Dryas octopetala*, *Eritrichium villosum*, *Gentiana arctica*, *Harrimanella hypnoides*, *Koenigia islandica*, *Oxyria digyna*, *Pinguicula alpina*, *Plantago schrenkii*, *Pyrola grandiflora*, *Ranunculus*

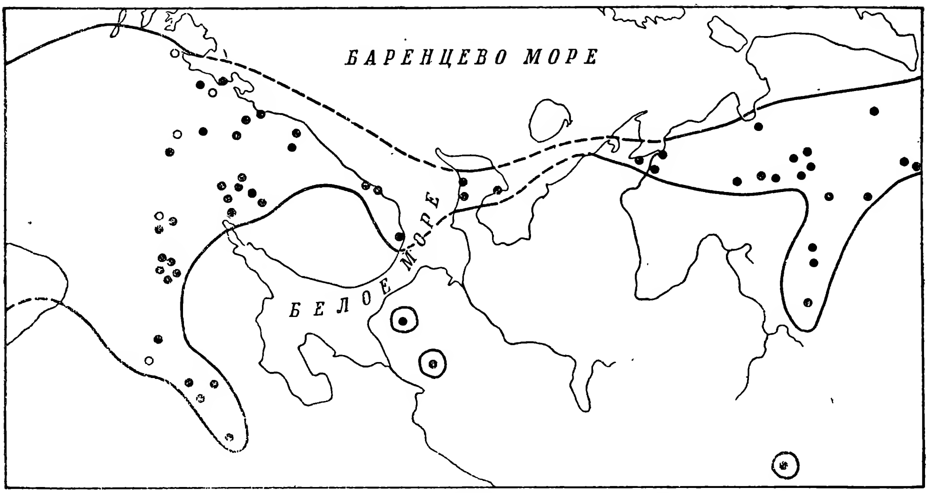


Рис. 5. Распространение *Pinguicula villosa* L.

nivalis, *R. pygmaeus*, *Salix nummularia*, *S. polaris*, *Saxifraga cernua*, *S. nivalis*, *S. rivularis*, *Silene acaulis*, *Trisetum spicatum*, *Viscaria alpina* и др.

Исходя из географического распространения арктических и арктоальпийских видов на севере европейской части СССР, можно выделить группу видов, распространенных по горному хребту Манселька в Скандинавии (Hultén, 1971), а на северо-востоке европейской части СССР севернее полярного круга и спускающихся по горной системе Уральского хребта до 60—61° с. ш. (Павалаке, 1976): *Diapensia lapponica* (рис. 4), *Pyrola grandiflora*, *Taraxacum lapponicum*, *Cerastium alpinum*, *Silene acaulis*, *Draba incana*, *Euphrasia frigida*. К арктическим и арктоальпийским видам со сходным ареалом, но распространенным также и в Западной Сибири, относятся: *Arabia alpina*, *Hieracium alpinum*, *Veronica alpina*. На северном Канине эти виды встречаются повсеместно и не заходят на равнинную и низменную территорию среднего и южного Канина.

Заселение арктическими и арктоальпийскими видами территории Канина происходило в позднечетвертичное время не только с востока, где эти виды слагают арктическую флору высокоширотной части Арктики, не подвергавшейся оледенению (Толмачев, 1960), но и со стороны Скандинавии, освободившейся из-под ледникового щита.

Гипоарктические виды (*Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum russeolum*, *E. vaginatum*, *Polemonium acutiflorum*, *Juniperus sibirica*, *Rubus chamaemorus*, *Rumex acetosa* ssp. *lapponicus*, *Salix lanata*, *S. lapponum*, *Saxifraga hirculus*, *Selaginella selaginoides*, *Vaccinium uliginosum* и другие) встречаются в основном по всему полуострову. Это связано с тем, что Канин находится в районе контакта бореальной и арктической флор. Гипоарктические виды распространены как в северной тайге, так и на юге тундровой зоны (Толмачев, 1932; Юрцев, 1966; Миняев, 1969). Остальные виды этой группы, не имеющие четкой границы на Канине, встречаются либо на севере, либо на юге полуострова, находя там соответствующие местообитания. Часть гипоарктических видов приурочена к южному и среднему Канину, где значительные пространства заняты кустарниковой тундрой: это *Lycopodium pungens*, *Nardosmia laevigata*, *Carex capillaris*, *Pinguicula villosa*, *Primula finmarchica*. Другие виды встречаются только на северном Канине: *Sparganium hyperboreum*, *Phleum alpinum*, *Carex saxatilis* ssp. *saxatilis*, *C. magellanica*.

Большинство гипоарктических видов распространено циркумполярно или почти циркумполярно в пределах Голарктики. Некоторые гипоарктические виды встречаются на северо-востоке европейской части СССР за полярным кругом, но спускаются южнее на Урале, в Карелии и в Фенноскандии (Hultén, 1971), например: *Pinguicula villosa* (рис. 5). Другой гипо-

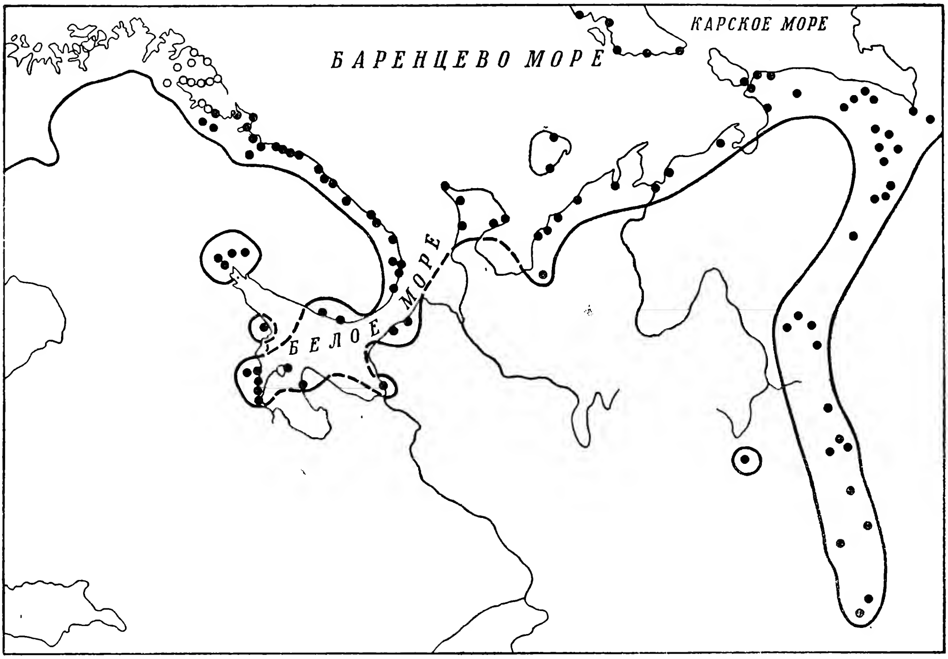


Рис. 6. Распространение *Rhodiola rosea* L.

арктический вид *Rhodiola rosea* (рис. 6) на Канине отмечается в северной части полуострова, а за его пределами распространен по побережьям северных морей, значительно вдаваясь в глубь материка, с заходом на Урал.

Время заселения гипоарктическими видами Канина связано с началом голоцена, когда они проникли в европейскую Арктику с заболоченных пространств перигляциальных территорий (Миняев, 1969).

Кроме видов, имеющих на полуострове северные и южные границы, присутствует небольшое число видов, восточных и западных по отношению к Канину, а также редких, которые обычно не имеют границ распространения, а если они все-таки обозначены, то их можно отнести к вышеперечисленным группам (в основном к группе видов арктического комплекса). В числе западных или восточных видов, т. е. видов, намечающих западные или восточные связи флоры Канина, учитывались не только виды, свойственные Канину и исчезающие к западу или востоку от него сразу же, но и виды, границы ареалов которых проходят несколько западнее (например на Кольском п-ове) и восточнее Канина (в Малоземельной тундре). Эти виды можно обозначить как условно-западные и условно-восточные. Таких видов очень мало.

К западным видам относим следующие: *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia herbacea*, *Zostera marina*. К востоку от Канина эти виды не встречаются. Условно-западные виды (*Draba incana*, *Salix herbacea*), напротив, встречаются также на о. Колгуеве и в Малоземельской тундре, а *Viscaria alpina* отмечен на Полярном Урале. К этой же группе относим виды, распространенные гораздо шире — на восточных по отношению к Канину территориях до Урала (*Cerastium alpinum*, *Carex mackenziei*, *Alchemilla murbekiana*, *Aster tripoium*, *Triglochin maritima*).

Другая группа относительно четко вырисовывающихся арктических видов, в основном восточных по отношению к Канину (*Gentiana*, *arctica*, *Dupontia fischeri*, *Stellaria peduncularis*, *Carex maritima* ssp. *setina*, *Koeleria pohleana*, *Taraxacum perfilevii*, *Artemisia tilesii* (рис. 7), *Senecio congestus*, *Delphinium cryophilum*), на территории к западу от полуострова не встречается. Часть этих видов являются эндемичными для северо-востока европейской Арктики (Толмачев, 1969; Орлова, 1973), а последний вид,

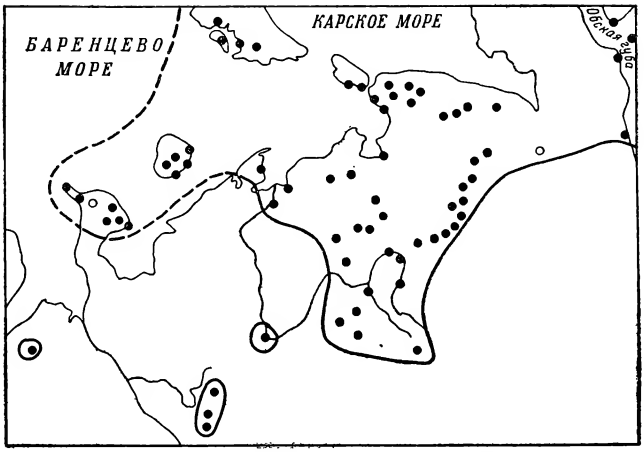


Рис. 7. Распространение *Artemisia tilesii* Ledeb.

описанный для о. Колгуев, заходит на восток северного Канина (р-н Микулкина) и на северный Тиман в Малоземельской тундре. К условно-восточным можно отнести виды, распространенные на востоке Кольского п-ова (*Arctophila fulva*, *Salix reptans*), иногда — на Мурманском побережье (*Pedicularis verticillata*) и очень редко доходящие до берегов Онежского и Ладожского озер (*Matricaria grandiflora*).

Немного видов имеют всего одно или два местонахождения на Канине. Некоторые из них широко распространены западнее Канина — в Мурманской области, — и восточнее — в Малоземельской и Большеземельской тундрах. К таким видам относятся *Carex dioica*, *C. salina*, *Cotoneaster uniflora*, *Draba sibirica*, *Fumaria officinalis*, *Polygonum humifusum*, *Rumex longifolius*, *Salix arbuscula*, *S. reptans*, *Dryas octopetala*. Один вид — *Astragalus grigorjewii* — является узколокализованным эндемом Канина, описанным из бассейна р. Шойна.

Анализ пределов распространения видов, характерных для флоры Канина и относящихся к разным географическим элементам, указывает на тесные связи его флоры с бореальными и арктическими флорами. Разнообразное положение северных границ бореальных видов и южных границ арктических и арктоальпийских видов объясняется не только различием физико-географических условий частей полуострова, относящихся к разным растительным зонам, но и ходом исторического развития флоры Канина. Приблизительно 31% видов от всей флоры являются широкораспространенными. Оставшиеся 69% видов имеют те или иные пределы распространения. У 23% видов из всего состава флоры граница распространения проходит на северном Канине, на среднем Канине — у 14%, на южном Канине — у 32%.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1932). Подзоны тундр Северного Края. Природа, 9.— Благовещенский Г. А. (1946). Формирование лесов ледниковой области европейской части СССР в связи с колебанием климата в четвертичный период. В кн.: Проблемы палеогеографии четвертичного периода. Тр. Инст. геогр., 37.— Григорьев С. Г. (1929). Полуостров Канин. — Карлов Е. М. (1961). Канин полуостров должен быть облесен. Природа, 12.— Корчагин А. А. (1935). Растительность морских аллювиев Мезенской губы. Тр. Бот. инст. АН СССР, 2.— Лесков А. И. (1947). Арктическая тундровая область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л.— Манько М. А. (1947). Границы тундровой зоны в низовьях Мезени. Изв. ВГО, 79.— Миняев Н. А. (1965). Арктические и аркто-альпийские элементы во флоре северо-запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 1. ЛГУ.— Миняев Н. А. (1969). Гипоарктические (арктобореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. ЛГУ.— Орлова Н. И. (1973). Новый вид одуванчика (*Taraxacum* Wigg.) из северо-восточной Европы. Нов. сист. высш. раст., 10.— Павлаке И. И. (1976). О южных пределах распространения арктических и аркто-альпийских видов растений на европейской территории СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. ЛГУ.— Сергиенко В. Г. (1973). К познанию флоры южной части Канина полуострова. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.— Сергиенко В. Г. (1975). Краткий очерк растительности восточного побережья Белого моря. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.— Тихомиров Б. А. (1941). К вопросу о динамике полярного и вертикального предела лесов в Евразии. Сов. ботаника, 5—6.— Толмачев А. И. (1927). О происхождении тундрового ландшафта. Природа, 9.— Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. 1. Тр. Полярн. комиссии, 8.— Толмачев А. И. (1960). О происхождении арктической флоры. Вопросы ботаники, 3.— Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах (Введение в хорологию растений).— Толмачев А. И. (1969). Об эндемичных видах растений крайнего северо-востока Европы. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15.— Флора северо-востока европейской части СССР. (1970, 1974), 1—2.— Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, 19.— Hultén E. (1971). Atlas över vaxternas utbredning i norden.— Pohle R. (1903). Bericht über die Resultaten zweier botanischer Forschungsreisen in Nordrussland. Тр. бот. сада Юрьевск. унив., 3—4.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 1 IV 1976.

УДК 665.347.4 : 581.4 : 582.999

Л. Г. Романенко, Н. П. Вислоухова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ У ЛАВАНДЫ *LAVANDULA OFFICINALIS* CHAIX. *(LAMIACEAE)*

L. G. ROMANENKO, M. P. WISLOUKHOWA. MORPHOLOGICAL ANOMALIES OF LAVENDER *LAVANDULA OFFICINALIS* CHAIX. (*LAMIACEAE*)

У *Lavandula officinalis* отмечены различные фасциации. Они выражаются в утолщении побегов, увеличении размеров и изменении формы листьев, чашечек, прицветников, в махровости цветка, в нарушении супротивного расположения листьев и полумутовок соцветий.

Лаванда настоящая *Lavandula officinalis* является многолетним полукустарником, из соцветий которого получают эфирное масло. Стволики куста деревянистые, голые, однолетние побеги четырехгранные. Листья ланцетолинейные, супротивносидячие.

М. В. Буюкли (1969) отмечал, что в гибридном потомстве *L. officinalis* нередко наблюдаются тетратологические явления. К ним он относит четырехлепестковый венчик, шестигранный стебель и рассеченные листья. Некоторые из этих изменений, по его мнению, имеют филогенетическое значение и отражают в какой-то степени историю формирования этого вида и рода лаванды в целом.

Нами в 1968 г. обнаружен во Всесоюзном научно-исследовательском институте эфиромасличных культур (Симферополь) среди коллекционных образцов лаванды клон 359/68, у отдельных кустов которого в период вегетации отмечено до 5% измененных побегов. Изменения выражались в утолщении побегов, увеличении размеров и изменении формы листьев, чашечек, в увеличении числа лепестков; все это различные проявления фасциаций.

После однократного самоопыления растений этого клона было получено 26 сеянцев, из них у 21 особи наблюдались аномальные изменения: уменьшение длины междоузлий, утолщение стебля, нарушение симметрии в расположении листьев и мутовок соцветия, увеличение размеров чашечек, венчиков и прицветников. Число измененных побегов было различным у разных кустов и колебалось от 1 до 32% (табл. 1).

Анализ распределения числа аномальных побегов показал, что оно не согласуется с кривой Пуассона (см. Вольф, 1966); их распределение не случайное.

Изменение листьев выражалось в переходе от узких ланцетнолинейных листьев размером 0.7×4.5 см с одной центральной жилкой к листьям иной формы и с разной степенью срастания: 1) широкие, овальные, размером

ТАБЛИЦА 1

Число аномальных побегов *Lavandula officinalis* в потомстве однократносамоопыленного клона 359/68 (1972 г.)

Номер самоопыленных растений	Число побегов		Число аномальных побегов, %	Частота аномалий у побегов, балл
	всего	аномальных		
1	405	13	3.2	1
2	292	50	17.1	2
3	284	70	24.7	3
5	727	0	0	0
7	287	16	5.6	1
8	900	0	0	0
10	544	35	6.4	2
12	1041	16	1.5	2
18	342	57	16.8	3
22	607	33	5.4	2
23	355	0	0	0
24	321	30	9.4	2
25	281	90	32.1	3
27	305	6	2.0	2
28	690	25	3.60	2
30	240	33	13.7	3
32	426	6	14.1	0
35	568	90	15.8	3
39	200	21	10.5	2
40	203	2	1.0	1
41	310	57	18.4	3
45	660	24	3.6	1
46	120	15	12.5	2
47	344	6	1.7	0
51	835	30	3.6	3
60	976	15	1.5	2

1.1×4.8 см; 2) сросшиеся у самого основания, свободные части их имеют самостоятельные центральные проводящие пучки (рис. 1, *а*); 3) сросшиеся до самой широкой центральной части, у которых в области срастания ясно выражено двойное и тройное жилкование, размер таких листьев 1.2×5.0 и 2.0×4.0 см (рис. 1, *б*); 4) сросшиеся почти до верхушки, с двумя центральными проводящими пучками, их размер 1.5×4.8 см (рис. 1, *б*).

Вокруг проводящих пучков образуются новые участки хлоренхимы и колленхимы. Фасциация стебля выражается в образовании шести граней и появлении мутовчатого расположения листьев вместо супротивного. Мутовки могут состоять из трех, реже четырех-пяти листьев. У части побегов наблюдается чередование нормальных супротивных листьев с их мутовками (рис. 2).

У *L. officinalis* соцветие представляет собой ложный колос, состоящий из цветков, собранных в мутовки, каждая из которых состоит из двух полумутовок. У клона 359/68 в потомстве, полученном в результате самоопыления, обнаружены побеги с мутовками, состоящими из 3, 4 и 5 полумутовок. При этом количество мутовок такое же, как у нормальных побегов. Наблюдалось также асимметричное или очень сближенное расположение полумутовок (рис. 3).

Прицветники лаванды обычно полуромбовидные, резко заостренные к верхушке, их размер 3.5×4.0 мм, с 5—7 главными жилками, расходящимися веерообразно. На аномальных побегах прицветники сросшиеся у основания, до середины или до верхушки. У таких прицветников двух- или трехзубчатые верхушки (рис. 4). Размер их 6.0×7.0 мм. В норме у цветков лаванды чашечка сростнолистная, с 13 ребрами. Размер ее 2.5×5.5 мм (рис. 4). На аномальных побегах чашечки или округлые или сдвоенные (сросшиеся по 2, размером 4.5×6.0 мм). У таких чашечек число ребер возрастает до 26. Число эфиромасличных железок в каждом межреберье одинаковое и не зависит от числа ребер.

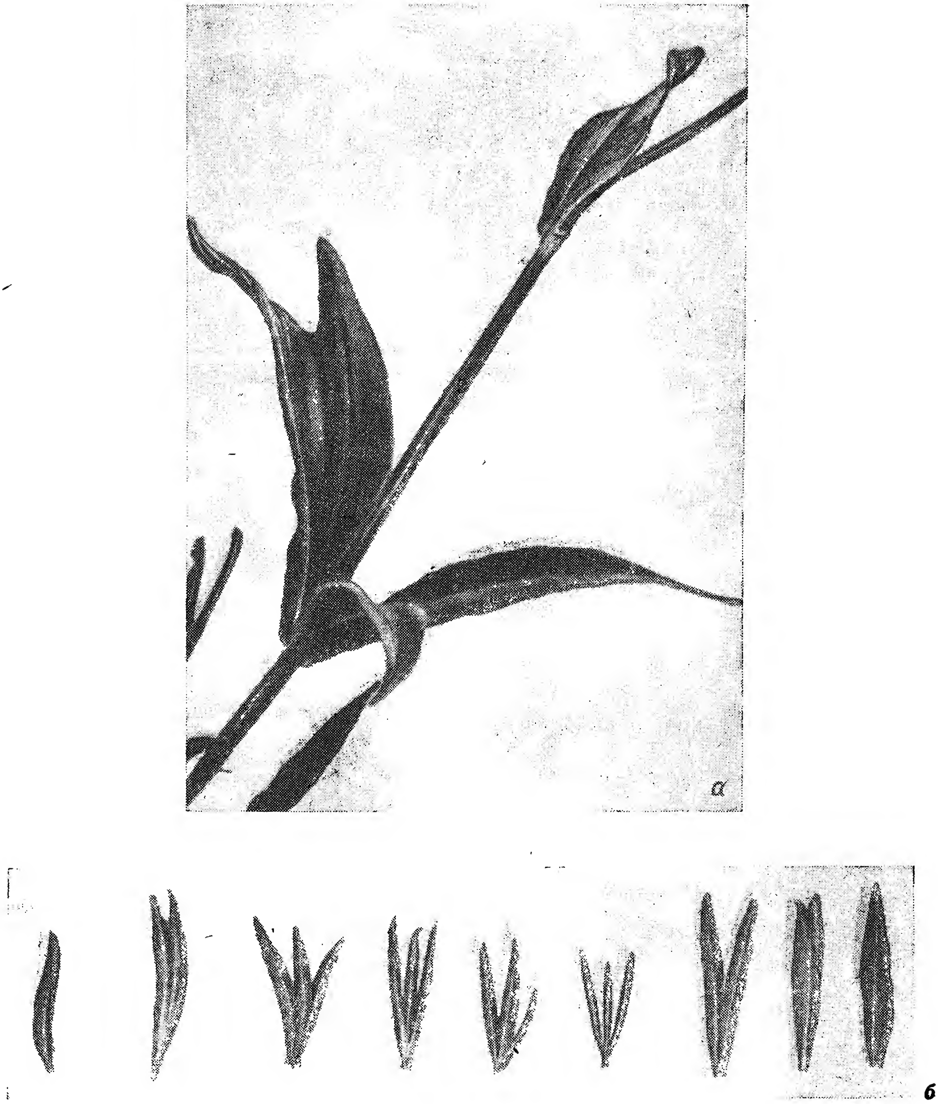


Рис. 1. Срастание листьев у *Lavandula officinalis*.
а, *б* — разные степени срастания.

Венчик лаванды двугубый, с двулопастной более крупной верхней губой и трехлопастной нижней. У аномальных цветков наблюдалась неполная махровость, выражавшаяся в увеличении числа лепестков с 5 до 6—13 или в образовании дополнительных лепестков за счет тычинок. На сдвоенных чашечках иногда появлялись два нормально развитых венчика. В махровых цветках гинеций состоит из двух или трех в различной степени сросшихся пестиков с самостоятельными столбиками и рыльцами.

Подобные аномалии у одних и тех же растений самоопыленного потомства I_1 клона 359/68 мы наблюдали в полевых условиях в течение четырех лет их жизни (с 1970 по 1973 г.).

В 1972 г. мы обнаружили в теплице карликовое растение в потомстве, полученном от самоопыления клона 359/68. Оно имело укороченные междоузлия, 16 листьев (у нормальных растений их от 7 до 11). Высота его составляла 5.5 см (а у нормальных растений в среднем 20.5 см). Размер листьев карликового растения 2×0.3 см (у нормальных растений 3×0.5 см).

Растения, полученные от однократного самоопыления, были расчеренкованы и высажены в теплицу. Оказалось, что в этих условиях изме-

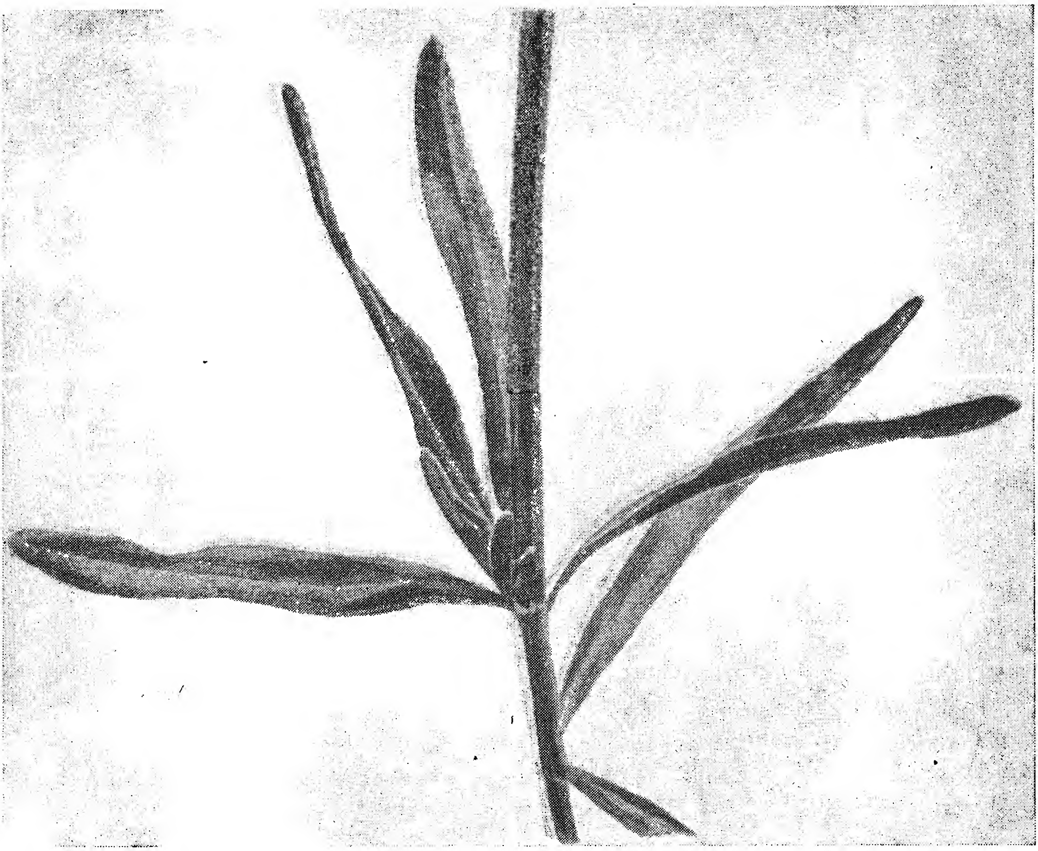


Рис. 2. Аномалии в расположении листьев у *Lavandula officinalis*.

ненные растения вели себя так же, как и в полевых условиях. Кроме описанных нарушений, в теплице у большинства растений наблюдалась пролиферация. В августе—сентябре после созревания семян в мутовках соцветий разных ярусов появились новые цветоносные побеги, которые цвели и дали семена.

В 1972 г. нами получены семена от повторного самоопыления клона 359/68. В 1973 и 1974 гг. было проанализировано их потомство. Оказалось, что двухкратное самоопыление приводит к увеличению процента

ТАБЛИЦА 2

Число измененных растений *Lavanaula officinalis* в потомстве, полученном от двухкратного самоопыления (1974 г.)

Номер самоопыленного растения	Число растений, шт.		Число аномальных, %
	всего	аномальных	
2	18	18	100.0
3	4	4	100.0
5	67	35	52.3
8	2	0	0
10	7	7	100.0
12	1	1	100.0
18	4	3	75.0
22	13	7	53.8
23	3	0	0
24	3	3	100.0
45	7	7	100.0

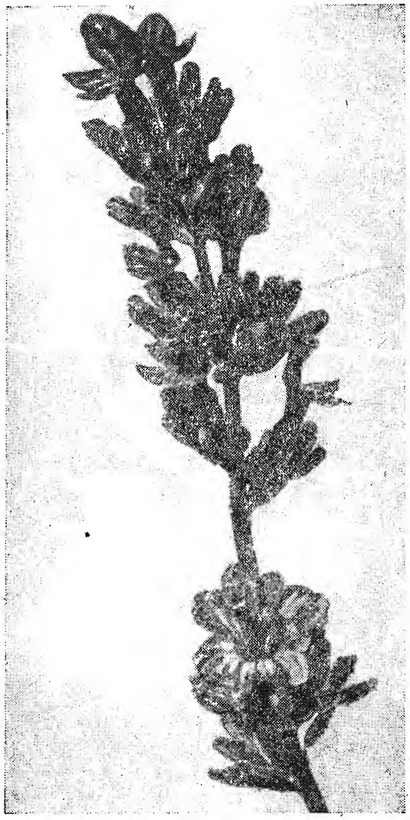


Рис. 3. Несимметричное расположение полумутовок у *Lavandula officinalis*.

аномальных кустов и их побегов. На кустах, у которых после однократного самоопыления не наблюдалось аномалий, они появились после двухкратного.

Двухкратное самоопыление усилило проявление аномалий в строении побегов лаванды; это выразилось в появлении цветков на длинных цветоножках, в разветвлении оси соцветий, в превращении колосовидного соцветия в зонтиковидное, в отсутствии соцветий на части побегов. Аналогичные аномалии строения мы наблюдали у сеянцев, полученных от свободного переопыления девяти однократно самоопыленных растений клона 359/68 как в поле, так и в теплице.

После двухкратного самоопыления на всех кустах в 6 из 11 потомств были отмечены нарушения. В двух потомствах половина растений не имела изменений, у остальных были измененные побеги. В потомстве, полученном от второго самоопыления, увеличилось не только число кустов с измененными побегами, но и их процент на кусте. И только в потомствах №№ 8 и 23 кустов не отмечено растений с аномальными побегами (табл. 1 и 2).

При скрещивании однократно самоопыленных растений, имевших аномальные побеги, с самоопыленными растениями без таких побегов не было кустов с измененными побегами в шести гибридных потомствах из 13 (табл. 3).

Таким образом, аномальные изменения органов лаванды, обнаруженные нами в потомстве от однократного самоопыления, наследуются гибридным потомством F_1 и потомством, полученным от свободного переопыления.

Чтобы выяснить, не связаны ли эти нарушения с полиплоидией, мы измерили длину и ширину устьиц листа растений с нормальными и ано-

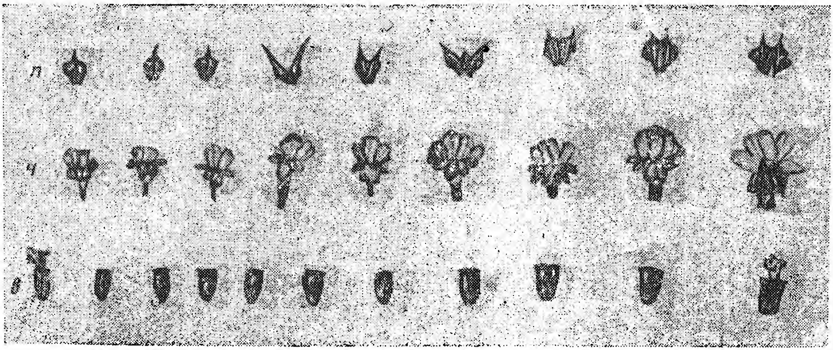


Рис. 4. Фасциации прицветников (*п*), чашечки (*ч*) и венчика (*в*) у *Lavandula officinalis*.

ТАБЛИЦА 3

Наследование межлинейными гибридами *Lavandula officinalis* способности к аномальному развитию (1974—1975 гг.)

Гибрид	Число растений		
	всего, шт.	аномальных	
		штук	процент
18/2×31/8	2	2	100
18/3×16/37	6	3	50
18/8×4/5	3	1	33
18/18×10/11	3	0	0
18/25×21/1	16	3	20
18/28×31/40	1	0	0
1/31×10/15	1	1	100
18/32×21/22	2	1	50
18/35×18/2	13	0	0

мальными побегами. По величине устьиц между ними не обнаружено существенных различий; у нормальных кустов размер устьиц 23.7×16.7 мкм, у кустов с аномальными побегами — 23.8×18.0 мкм, т. е. разница несущественная. Поэтому можно думать, что наблюдавшиеся нами изменения не зависят от количественного изменения хромосом у лаванды и, видимо, имеют иную генетическую природу.

Изучение растений с аномальными побегами, возможно, представит интерес в филогенетическом отношении. Оно также важно для селекции, так как цветки аномальных растений имеют увеличенные чашечки — основной маслосодержащий орган лаванды.

ЛИТЕРАТУРА

Буюкли М. В. (1969). Лаванда и ее культура в СССР.— Вольф В. Г. (1966). Статистическая обработка опытных данных.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт эфиромасличных культур,
Симферополь.

Получено 28 VI 1976.

УДК 582.522.1 : 582.998 : 581.9(47+57)(517.3)

Т. Г. Леонова

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ARTEMISIA* L., *CHONDRILLA* L. (*ASTERACEAE*) И *TYPHA* L. (*TYPHACEAE*) В СССР И МНР

T. G. LEONOVA. NEW LOCALITIES OF SOME SPECIES OF GENERA *ARTEMISIA* L., *CHONDRILLA* L. (*ASTERACEAE*) AND *TYPHA* L. (*TYPHACEAE*) in USSR AND MNR

Приводятся новые местонахождения *Typha caspica* Pobed., *Artemisia annua* L., *A. armeniaca* Lam., *A. dracunculus* L., *A. tanacetifolia* L., *A. taurica* Willd., *Chondrilla graminea* Bieb., *Ch. latifolia* Bieb., а также данные о распространении *Artemisia latifolia* Ledeb. и *A. marschalliana* Spreng. в европейской части СССР. Для территории МНР указана *A. tournefortiana* Reichb.

Во время полевых исследований в 1966 и 1970 гг. и при дальнейшей работе с материалами гербариев Института экспериментальной ботаники в г. Минске (MSK), Ботанического института АН СССР в Ленинграде (LE), Ленинградского университета (LECB), Тартуского университета (TU), Института зоологии и ботаники АН ЭССР в Тарту (TAA), а также при изучении образцов из Мордовского университета в г. Саранске и из Института систематики и географии растений при университете в г. Галле (ГДР) мною были обнаружены новые местонахождения некоторых видов *Artemisia* L., *Chondrilla* L. и *Typha caspica* Pobed., что позволило уточнить их ареалы (Леонова, 1964, 1970, 1976).

1. Typha caspica **Pobed.** (секция *Typha*, подсекция *Engleria* Leonova). Е. Г. Победимова (1950) описала *Typha caspica* из Закавказья с побережья Каспийского моря (Азербайджан, Ленкоранский р-н, между г. Порт Ильич и сел. Кумбаши), и до сих пор он считался прикаспийским эндемом, известным в дельте Волги, в Кубинском и Ленкоранском р-нах Азербайджана.

От близкого вида *T. laxmannii* Lepech. (а не *T. latifolia* L., как считала Победимова, 1950), широко распространенного на юге и востоке европейской части СССР, на Кавказе, юге Западной и Восточной Сибири, на юге советского Дальнего Востока, в Казахстане и Средней Азии, *T. caspica* отличается бо́льшими размерами всего растения (около 3.2 м выс., тогда как *T. laxmannii* — 0.8—1.65 м), более длинными и широкими пестичными соцветиями 15—29 см дл., 1.8—3.5 см шир. (у *T. laxmannii* пестичные соцветия 4—12 см дл., редко 19 см при ширине 0.5—2.5 см), а также более широкими плоскими листьями 0.5—1.2 см шир. (у *T. laxmannii* листья снизу закругленные, 0.3—0.7 см шир.).

Во время летней поездки в 1970 г. на территории Ворошиловградской обл. УССР (Меловский р-н, пойма р. Деркул близ с. Ново-Стрельцовки, 21 VIII 1970, № 615, В. Н. Гладкова и Т. Г. Леонова — LE) был собран экземпляр *T. caspica*, имеющий характерные для него плоские и широкие листья, достигающие 1.2 см шир. Для Украины этот вид ранее не приводился. Возможно, что он имеет более широкий ареал, связанный с берегами восточной части древнего моря Тетис.

2. Artemisia tournefortiana **Reichb.** (подрод *Artemisia*, секция *Abrotanum* Bess.). Эта однолетняя полынь, находясь в близком родстве с *A. annua* L., отличается от нее более рассеченными листьями с расставленными, имеющими короткие черешочки первичными сегментами. *A. tournefortiana* — редкое сорное растение пустынной и степной зон, известное в СССР в Южном Закавказье и Средней Азии, а также на территории Ирана, Афганистана, Пакистана, северной Индии, Китая (северо-западная часть и Тибет).

В 1974 г. этот вид был собран в западной части МНР (Кобдоский аймак, Булган сомон, Ярантай, в долине р. Булган-Гол в зарослях чингиля) ботаниками В. Хильбигом и Ц. Жамсраном (Westliche Mongolei, Chovd Aimak, Bulgan Sum, Bulgan-Gol-Tal. Jarantai *Halimodendron*-Gebüsch, 16 VI 1974, W. Hilbig et Schamsran», veg. — LE). Экземпляр был вначале прислан из ГДР для определения, а позднее подарен коллекторами для Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (БИН).

3. A. annua **L.** (подрод *Artemisia*, секция *Abrotanum* Bess.) не был включен в состав флоры Эстонии авторами обработок полыней в двух определителях высших растений Эстонии (Lellep, Üksip, 1966; Rebassoo, 1972). Она была собрана М. Каск вдоль железной дороги на юго-востоке ЭССР в Пылваском районе («Põlva raj., Vastse-Kuuste rdtj, raudteelarmil, 24 VIII 1970», infl., M. Kask — TAA); *A. annua* включена также в состав адвентивной флоры Тарту А. Ремелем (Remmel, 1975).

4. A. latifolia **Ledeb.** (подрод *Artemisia* секция *Abrotanum* Bess.) из Сибири и Казахстана проникает в европейскую часть довольно узкой и постепенно суживающейся к западу полосой (рис. 1). По гербарным материалам, хранящимся в БИНе, северная граница этого вида на европейской территории нашей страны прослеживается по линии Алапаевск Свердловской обл. — с. Куликово на р. Чусовой Пермской области (это наиболее северная точка, находящаяся на 58° с. ш.)—по р. Каме—городам Казань—Горький—Тамбов—Липецк—Курск. Южная граница вида проходит примерно через Курск—южнее Воронежа—Камышин (наиболее

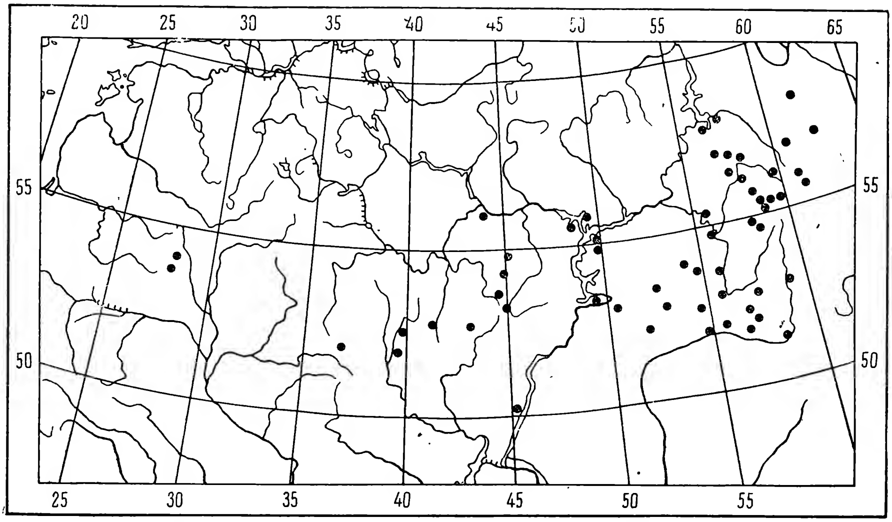


Рис. 1. Распространение *Artemisia latifolia* Ledeb. в европейской части СССР.

южная точка)—Бузулук—Оренбург—Орск. Самым западным пунктом сплошного ареала *A. latifolia* является Курск.

Однако при работе с гербарием в Минске в 1976 г. мною обнаружены образцы этого вида, ранее для Белоруссии не приводившегося, в двух пунктах, находящихся в значительном отрыве от его основного ареала: БССР, Минская обл.: «Смолевичский р-н, участок ж. д. Минск—Смолевичи (Вост.-Бел. ж. д.), на слабозадернованной ж.д. насыпи у проезжей части западнее о. п. Загорье, 2 VI 1975, бут., Д. И. Третьяков; Минский р-н, участок ж. д. Степянка—Колодищи (739 км), у основания ж.-д. полотна, 22 VI 1975, бут., Г. В. Вынаев» (MSK, LE).

Возможно, что в БССР *A. latifolia* является заносной, поскольку оба местонахождения приурочены к ж.-д. насыпи. Не исключено, что этот редко встречающийся вид еще не был собран в местах гиатуса его естественного ареала — в центральных районах европейской части СССР. Тем не менее указания Н. Н. Цвелева (1964) на произрастание *A. latifolia* в Московской, Тульской, Рязанской и Орловской областях пока не подтверждены гербарными образцами. Экземпляры из Архангельской обл. с берегов р. Пинеги, относимые П. П. Поляковым (1961, с. 472: «Дв.-Печ., р. Пинега») к этому виду, я рассматриваю как *A. tanacetifolia* L.

5. ***A. tanacetifolia*** **L.** (подрод *Artemisia* секция *Abrotanum* Bess.) растет в таежных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока. Кроме того, И. М. Крашенинников (1958) и вслед за ним Поляков (1961) во «Флоре СССР» отметили этот вид на среднем и южном Урале и в низовьях р. Сев. Двины. При изучении гербарной коллекции БИНа среди материала, определенного частично как *A. latifolia* Ledeb. f. *pilosiuscula* Krasch. (г. Златоуст Челябинской обл. и Архангельская обл. — определение Полякова) или как *A. macrobotrys* Ledeb. ssp. *uralensis* Krasch. (аутентики из Пинежского района Архангельской обл.), я обнаружила образцы *A. tanacetifolia*. Они позволяют уточнить места произрастания этого редкого вида в двух, не связанных пока друг с другом (по-видимому, из-за недостатка материала) районах европейской части СССР (рис. 2, 3). Один из них находится на северном Урале и на юге среднего (на южном Урале материала по *A. tanacetifolia* мною не обнаружено), другой — в Архангельской обл., где этот вид известен не только в низовьях р. Сев. Двины (Крашенинников, 1958; Поляков, 1961); П. М. Добряков и Е. В. Симачева (1974) приводят это растение на основе двух ошибочных определений — как *A. armeniaca* и *A. latifolia* — в составе других реликтов Пинежско-Верхнекулойского флористического района. Использование более поздних сборов из Архангельской обл., хранящихся на кафедре ботаники

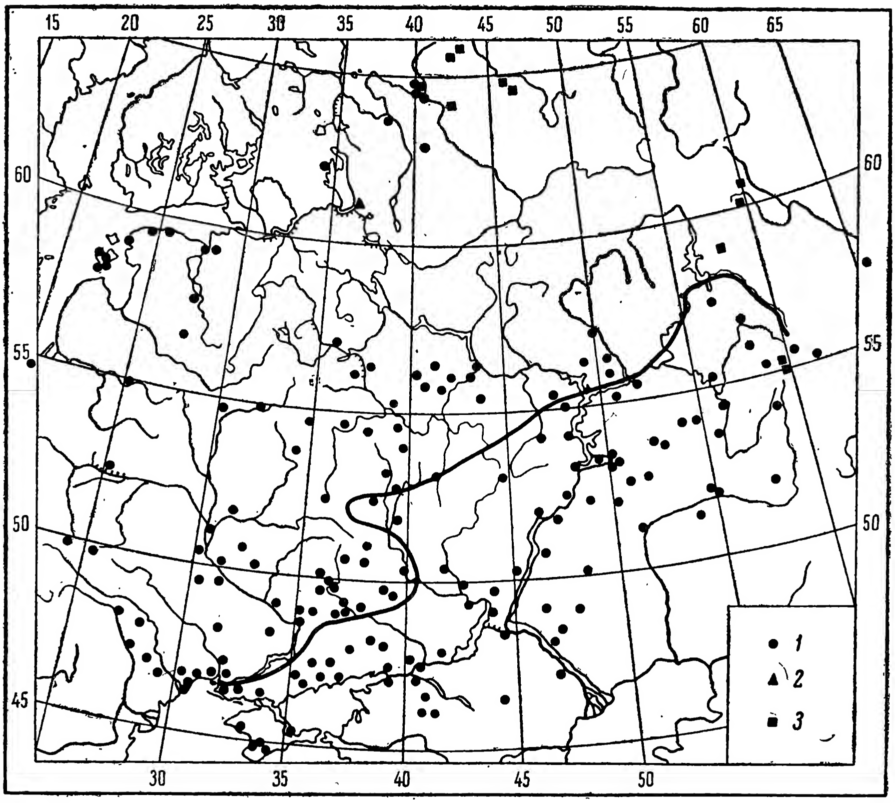


Рис. 2. Распространение в европейской части СССР четырех видов полыни.
1 — *Artemisia marschalliana* Spreng., *2* — *A. bottnica* Lundstr ex Kindb., *3* — *A. tanacetifolia* L.; *жирная линия* — северо-западная граница *A. armeniaca* Lam.

Ленинградского университета (LECB), показало, что *A. tanacetifolia* встречается также в Нижнекулойском флористическом районе (р. Сояна) и в бассейне р. Мезень (реки Вашка и Б. Енда).

Приводим перечень известных в настоящее время местонахождений *A. tanacetifolia* в европейской части СССР: Архангельская обл., Холмогорский р-н: окр. дер. Усть-Пинега, обнажения известняков у правого берега р. Пинеги, 18 и 19 VII 1894, цв., А. Снятков; там же, 13 VIII 1927, цв., Ал. и Ан. Федоровы; 4—5 км выше устья р. Пинеги, между пос. Печки и Рожево, 6 VIII 1971, цв., № 687, П. М. Добряков; в 15 км восточнее дер. Усть-Пинега, верхняя часть обрывистого известнякового склона к правому берегу р. Пинеги в 1 км выше дер. Н. Паленьга, 19 VIII 1971, № 1042, цв., П. М. Добряков; там же, 8 и 21 VII 1902, цв., Р. Поле; в 19—20 км восточнее дер. Усть-Пинега, облесенный (сосна и др.) обрывистый склон к правому берегу р. Пинеги, в 4—5 км выше дер. Нижняя Пинега, 19 VIII 1971, № 1046, цв., П. М. Добряков; Мезенский р-н: 16—17 км юго-западнее дер. Сояны, левый берег р. Сояны, разреженный лиственнично-елово-березовый лес на склоне Коржачной горы с обнажениями серых известняков, 27 VIII 1970, № 1376, цв., П. М. Добряков; примерно в 30 км юго-западнее дер. Сояны, левобережье р. Сояны, задернованный облесенный склон осыпи обнажений красноцветных известняковых пород на Дивись-горе (склон к ручью Сярдуй), 30 VIII 1970, № 1456, цв., П. М. Добряков; Лешуконский р-н: в 6 км от с. Лешуконское, левый берег р. Вашки, сосновый лес по склону, 8 VIII 1964, цв., Н. Е. Варгина; в 3 км южнее с. Лешуконское, левый коренной берег р. Б. Енда, кустарнички и разнотравье с редколесьем, 6 VIII 1971, № 587 л, вег., зацв., Е. В. Симачева; правый берег р. Вашки, 3 км ниже дер. Каращелье, в 5 км от с. Лешуконское, разреженный лиственничник, 10 VIII 1971,

№ 822, зацв., она же. — Свердловская обл., г. Ивдель, пос. Вижай (61°15′ с. ш.), обнажения известняков по р. Вижай, 25 и 26 VII 1933, цв., К. Н. Игошина; 10 км западнее пос. Юртище (60°45′ с. ш.), гари сосновых боров, 16 VIII 1943, цв., она же; севернее пос. Юртище, 4 X 1943, цв., она же; гора Кумба (60°8′ с. ш.), южный склон на выс. 600 м над ур. м., Габбро, 20 VII 1958, вег., она же. — Пермская обл., ст. Губаха на р. Косьва, гора Камень Загвоздка, известняки у подножья лесного склона, 26 и 27 VIII 1925, цв., К. Н. Игошина и З. Н. Смирнова. — Челябинская обл., г. Златоуст, гора Косотурн, 6 VII 1892, бут., Д. И. Литвинов; окр. Миасского завода, Ильменский хребет, 28 IX 1926, № 463а, цв., Л. Тюлина; тот же хребет, VII—VIII 1844, цв., Мейнсхаузен. — LE, LECB.

6. A. armeniaca **Lam.** (подрод *Artemisia*, секция *Abrotanum* Bess.) известен на Кавказе, юге Западной Сибири, в северном Казахстане, а также на востоке европейской части СССР, где проходит его северо-западная граница: р. Чусовая (57—58° с. ш.) и пос. Елово по р. Каме в Пермской обл.—г. Свияжск Татарской АССР—города Саранск и Инсар Мордовской АССР—Елецкий р-н Липецкой обл.—Ливенский р-н Орловской обл.—г. Тим Курской обл.—Бобровский и Богучарский р-ны Воронежской обл.—с. Меловое Ворошиловградской обл. УССР—Павлоградский р-н Днепропетровской обл.—пос. Новая Маячка Цюрупинского р-на Херсонской обл. (рис. 2). Эта граница несколько уточнена по сравнению с опубликованной Крашенинниковым (1958).

7. A. marschalliana Spreng. (подрод *Dracunculus* (Bess.) Peterm. понимается Поляковым (1961) во «Флоре СССР» как *A. campestris* L. var. *marschalliana* (Spreng.) Poljak. и приурочивается им к степному Казахстану. М. В. Клоков (1962) во «Флоре УРСР», рассматривая *A. marschalliana* в ранге вида, причисляет к его ареалу лесостепных и степных районов европейской части СССР, Западной Сибири и северного Предкавказья. Н. С. Филатова (1963, 1966) показала, что ареал этого вида распространяется и на пустынную зону Казахстана, тогда как в европейской части СССР она ограничивает его ареал восточными районами [«Общ. распр.: Европ. часть СССР (восток), Зап. Сибирь» — Фл. Казахст., 1966, т. 6, с. 107].

На основании изучения гербарного материала в БИНе, Тартуском университете и Институте зоологии и ботаники г. Тарту, а также моих полевых исследований к уже известному ареалу *A. marschalliana*, охватывающему степную, лесостепную и полупустынную зоны европейской части СССР, следует добавить довольно большую, ранее не указанную в литературе территорию лесной зоны; здесь это реликтовое растение встречается довольно редко и рассеянно, преимущественно на песках и в разреженных сосновых борах.

Для приводимой ниже территории *A. marschalliana* указывается впервые. БССР: Витебская обл., г. Орша, 10 VII 1853, цв., герб. Р. Пабо; Брестская обл., Пинский р-н, окр. дер. Ласицы, открытые пески, 3 VII 1974, Г. В. Вынаев (MSK); там же, окр. дер. Вуйвичи (севернее дер. Тырновичи), песчаные слабо задернованные холмы, 7 IX 1975, цв., пл., Д. И. Третьяков (MSK, LE). ЛитССР: Каунасская обл., р. Вилия, 1843—1844, цв., коллектор неизвестен. ЛатвССР: г. Лудза—«б. Витебская губ., Люценский у., д. Смоленка, 7 VIII 1909», цв., В. А. Петров; Лиепая (б. Либава), на берегу моря 6 VIII 1909, цв., Г. Доленко; In collibus arenosis pr. Bullen Livonia, VIII 1901, fl., R. Pohle. ЭССР: сев.-зап. часть о. Сааремаа, п-ов Харилайд, облесенные альвары с *Artemisia rupestris* L., 16 IX 1966, цв., Т. Г. Леонова; там же, 29 VIII 1954 и 24 IX 1956, цв., Е. Леллеп; там же, бухта Хааги, 1 IX 1960, цв., она же; Кингисеппский р-н, «Enue Katri», 31 VII 1957, цв., она же; п-ов Сырве, «O-rand Mäebe K.», 29 VIII 1960, цв., она же; о. Абрука, 29 VII 1953, вег., она же; «Osilia, Romasaar, Vickereich Gerölerucken, 2 VIII 1900, fl. I. Klinge»; Хаапсалуский р-н, «Paralepa», 6 VIII 1955; Х. Ребассоо; Põõsaspea neemel, 27 VII 1957, veg. E. Lellep; Ölbiku K. (Riguldist ca 7 km pohja) lähedal, ranna ääres, 13 VII 1960, infl., Puusepp, A. Saare; Tallina—Pirita, 4 VIII 1955, fl., E. Lellep, Harju raj., Parispea poolsaarelt Haugneene külast lüvikult, 27 VII 1958. veg. L. Viljasoo; Ostie Narowae in arenosis, 22 V 1853, veg., коллектор неизвестен; «Усть-Нарва, на песчаных дюнах», 23 VII 1948, бут., Корконосова.

На территории европейской части РСФСР выявлены следующие наиболее северные местонахождения *A. marschalliana*; Карельская АССР, ст. Кондопога II, 0.5 км западнее вокзала, склон ж.-д. резерва, 12 VIII 1968, № 267, бут. Ю. Д. Гусев; Калининградская обл., г. Приморск, коса Фриш-Нерунг, берег моря у пос. Ламберхавен, к югу от морского канала, 11 VIII 1949, № 1754, бут., Е. Г. Победимова и З. Ратницина; коса Куриш-Нерунг, песчаный вал на берегу моря недалеко от пос. Зеркау, 16 VII 1949, №№ 1218 и 1227, бут., те же; Ленинградская обл., «Кингисеппский у., Нарвская волость, сосновый лес к сев.-зап. от дер. Волково», 5 VIII 1926, цв., А. Г. Борисова; «по р. Луге близ пос. Ямбург», 20 V 1853, вег., коллектор неизвестен; Выборгский р-н, о. Суонионсаари в 6 км к югу от пос. Б. Поле, на песке, 18 VII 1973, бут., М. Костоломов; Псковская обл.: Печорский р-н, окр. дер. Паниковичи, 25 VII 1965, бут., Н. А. Аверьянова и М. В. Соколова (LE).

Далее северная граница идет по уже известным прежде для ареала вида пунктам: г. Калинин—г. Дмитров Московской обл.—города Владимир и Ковров по р. Клязьме Ивановской обл.—г. Горбатов на р. Оке Горьковской обл.—бассейн р. Вятки (города Малмыж, Нолинск) Кировской обл. (57°5′ с. ш.)—г. Кунгур Пермской обл.—г. Красноуфимск Свердловской обл. (57° с. ш.); Западная Сибирь: г. Кыштым Челябинской обл.—города Тюмень и Ишим Тюменской обл.—г. Барнаул Алтайского края.

Несколько оторваны от очерченной границы ареала *A. marschalliana* в европейской части СССР его местонахождения в Архангельской обл. Образцы, собранные на островах в устье р. Сев. Двины и близ г. Архангельска, были выделены Ф. Рупрехтом (Ruprecht, 1845) в особый вид *A. sericophylla* Rupr. Растения этого вида густо опушены, имеют плотное и густое узкое общее соцветие с сидячими тесно сближенными корзинками, узкие линейные или более широкие конечные дольки листьев. При сравнении их с экземплярами из основной части ареала выясняется, что по степени опушенности и ширине конечных долек листа они сходны с растениями из Волгоградской (по склонам Ергеней близ ж.-д. платформы Сарепта в окрестностях г. Волгограда) и Астраханской областей. Столь же густое и плотное соцветие имеет *A. marschalliana* в окрестностях Казани.

Таким образом, растения, принимавшиеся Рупрехтом (1845) и Клоковым (1962) за самостоятельный вид, не имеют достаточных морфологических отличий от *A. marschalliana*. Считавшаяся ранее несомненной географическая изолированность *A. sericophylla* в настоящее время сгладилась благодаря другим находкам *A. marschalliana* в более южных районах Архангельской обл. (Плесецкий р-н, ст. Обозерская в бассейне притока р. Сев. Двины р. Ваймуги и Онежский р-н, дер. Порог), а также перечисленным выше сборам из Ленинградской, Калининской и других областей.

В настоящее время известны следующие местонахождения *A. marschalliana*. В Архангельской обл.: о. Мудьюгский (в Двинской губе против горы Патрикеевки в районе Зимнего берега), 7 VII 1971, вег., П. М. Добряков; «Archangelsk, 1839, 1844, gemmae fl., leg. Boguslav (изотипы *A. sericophylla*)»; о. Голая Кошка (в наружной части дельты р. Сев. Двины), 15 VI 1840, вег., Миддендорф (изотип *A. sericophylla*); устье р. Сев. Двины, в дюнах островов Ягры и Вепры, 24 VI и 20 VIII 1904, бут., цв., Р. Поле; о. Ягры, 18 VII 1909, бут., он же; 6 IX 1934, цв., И. А. Перфильев; 19 VII 1966, цв., П. М. Добряков и М. Соколова; Плесецкий р-н, тракт от ст. Обозерской к дер. Озерки, край дороги по свежей насыпи шоссе, 28 VII 1932, бут., А. П. Шенников (LECB); Онежский р-н, дер. Порог, ж.-д. насыпь, сосновый бор близ ж.-д. насыпи, 27 VII

1967, бут., П. М. Добряков и др. (LE, LECB). Наиболее подробные данные о распространении этого вида в дельте р. Сев. Двины имеются в заметке, сделанной И. А. Перфильевым на этикетке собранного им 6 IX 1934 растения: «Распространено исключительно по приморским берегам островов дельты Двины и по материковому побережью. Иногда на старых поросших сосняком дюнах (о. Мудьюг, о. Ягры, о. Кумбыш, о. Лайда и др.). Как итог всему сказанному выше приводим карту распространения *A. marschalliana* в европейской части СССР (рис. 2, *1*).

На прибрежных песчаных дюнах юго-восточного берега Онежского озера в Вологодской обл. (устье р. Андом, 10 VIII 1921, № 333, цв., Ю. Цинзерлинг; «Вытегорский у. близ Ранд-ручья», 19 VIII 1921, № 478, 479, цв., он же; тот же р-н, «Саминская волость, близ дороги, идущей из Силово в Мурманский монастырь», 6 IX 1925, № 512, цв., Ю. Сухова) были собраны растения с корзинками 3—4 мм дл. и 2—3 мм шир., на большей частью поникающих ножках 1—3 мм дл. Наружные листочки обертки негусто опушены, бутоны срединных цветков в верхней части волосистые. Крупные корзинки на ножках отличают эти образцы от *A. marschalliana* и приближают к имеющимся в гербарии БИНа топотипам малоизученного вида *A. bottnica* Lundstr. ex Kindb. (рис. 2, *2*), известного лишь в северной части побережья Ботнического залива в Швеции (устье р. Пите-Эльв — топотипы) и Финляндии (Кеми). Однако для решения этого вопроса требуются дальнейшие исследования и дополнительные материалы.

8. ***A. dracunculus*** **L.** (подрод *Dracunculus* (Bess.) Peterm. была собрана на востоке ЭССР в р-нах Раквере, Тарту и Ряпина вдоль ж. д. и близ вокзалов, на свалке («Rakvere raj., Kabala raudteejaama lähedal raudteel, 13 VII 1963», veg., M. Kask; «Tartu, Täktvere prugil, 8 VIII 1954», infl., A. Remmel; «Est. or. Setuskaa Vimmeski lahedal voudtuserul, 12 VIII 1956», infl., K. Eichwald; «Räpina raj., Piusa-Veski rdt., jaama Vahel põhjapolsel rdt. tammil, Ovara te est 0.5 km Piusa jaama poole, 8 VIII 1956», infl., E. Lellep. — TU).

9. ***A. taurica*** **Willd.** (подрод *Seriphidium* (Bess.) Peterm.

На основании гербарных материалов, любезно переданных мне сотрудником кафедры ботаники Мордовского университета (г. Саранск) В. К. Лёвиным, возможно дальнейшее уточнение северной границы ареала *A. taurica* в европейской части СССР.

Новые образцы были собраны на степных участках, заходящих в Мордовскую АССР с юга выступами по рекам — по левобережью р. Мокши (пос. Атюрьево) и вдоль р. Инсар (пос. Ромоданово, пос. Ичалки, г. Инсар).

Мордовская АССР: Атюрьевский р-н, с. Стрельниково, степь, деградированный чернозем, бут., коллектор неизвестен; пос. Ромоданово на р. Инсар, степь, 15 VIII 1966, бут., Солдаткин; г. Инсар, около дома, 13 VIII 1970, зацв., Федоскина; пос. Ичалки (близ райцентра Кемля), степь, VI 1970, Глушенкова.

Эти пункты расположены примерно на 54°5′ с. ш., т. е. значительно севернее известных до сих пор в литературе крайних местонахождений *A. taurica* в Волгоградской обл. на 48—49° с. ш.

10. ***Chondrilla graminea*** **Bieb.** (подрод *Chondrilla*). Этот вид впервые приводится для флоры Белоруссии. Он был собран В. А. Михайловской на территории Гомельской обл. (г. Лоев, берег оврага, 24 V 1949, вег., В. А. Михайловская; Речицкий (б. Василевичский) р-н, дер. Макановичи, песчаное паровое поле, 2 VII 1949, цв., пл., она же — MSK). Это самое северное из известных ранее местонахождений степного вида *Ch. graminea* в западной части его ареала, где он проникал на север по бассейну р. Днепр.

11. ***Ch. latifolia*** **Bieb.** (подрод *Chondrilla*).

Являясь элементом южных песчаных степей, этот вид проникает на юг Белоруссии в зону елово-дубовых лесов с примесью граба по пескам и песчаным борам, приуроченным к р. Припять в бассейне р. Днепр (Брестская обл., сосновый лес в 4 км к югу от пос. Логишин, 18 VII 1954, вег., В. А. Михайловская; Гомельская обл., Наровлянский р-н, дер. Нижний Млынок в 6 км к востоку от пос. Барбарова на р. Припять, песчаная опушка соснового леса, 7 VI 1961, бут., В. А. Михайловская и Н. В. Козловская — MSK). Для БССР приводится впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Добряков П. М., Е. В. Симачева. (1974). О систематической структуре и географических элементах флоры Пинежско-Верхнекулойского района. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 3.— Клоков М. В. (1962). Род *Artemisia* L. Флора УРСР, 11.— Крашенинников И. М. (1958). Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразиатских групп полыней подрода *Euartemisia*. Матер. по истории флоры и раст. СССР, 3.— Леонова Т. Г. (1964). Род *Chondrilla* L. Флора СССР, XXIX.— Леонова Т. Г. (1970). Критические заметки о полынях подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 7.— Леонова Т. Г. (1976). Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 13.— Победимова Е. Г. (1950). Новые виды кавказской флоры. Бот. матер., 12.— Поляков П. П. (1961). Род *Artemisia* L. Флора СССР, XXVI.— Филатова Н. С. (1963). Определитель полыней Казахстана. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 15.— Филатова Н. С. (1966). Род *Artemisia* L. Флора Казахстана, 9.— Цвелев Н. Н. (1964). Род *Artemisia* L. В кн.: П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР.— Leller E., A. Üksip. (1966). *Artemisia* L. In: Eesti Taimede Määraja. Tallin. — Rebassoo H. (1972). *Artemisia* L. In: Taimede välimääraja. Tallin.— Remmel A. (1975). Mönda tulnuktaimedest. In: Ensv. tead. Acad. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat. Ежегодн. Общ. естествоиспыт. АН ЭстССР, 63.— Ruprecht F. J. (1845). Flores samojedorum Cisuralensis. Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 I 1977.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.3 : 582.5/.9

Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева, Т. Б. Маметьева

ПРОБЛЕМЫ МОРФОГЕНЕЗА IN VIVO И IN VITRO

ЭМБРИОИДОГЕНЕЗ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ[1]

T. B. BATYGINA, V. E. VASILJEVA, T. B. MAMETJEVA. PROBLEMS OF MORPHOGENESIS IN VIVO AND IN VITRO EMBRYOIDOGENESIS IN ANGIOSPERMS

В настоящее время для решения проблем морфогенеза наряду с гистохимическими, электронномикроскопическими методами исследования и авторадиографией все большее значение приобретает метод культуры клеток, тканей и органов.

Выращивание растительных клеток, тканей и органов ставит своей задачей воссоздание в контролируемых условиях естественного хода их развития для выяснения морфофизиологической и биохимической основ проходящих процессов и, следовательно, приближения к управлению ими. Именно в культуре in vitro непосредственно выявляется связь между условиями внешней среды (состав питательного раствора, температурный и световой режимы, влажность и т. д.) и особенностями развития, что дает возможность познать механизмы тонкой регуляции жизнедеятельности клеток и тканей, определяющие их дифференциацию.

В основе метода лежит использование такого свойства растительной клетки, как тотипотентность. Теоретически можно предположить, что каждая клетка растительного организма тотипотентна, т. е. любую клетку можно направить по различным путям развития, создавая ей определенные условия.

Культура изолированных клеток растений представляет собой очень удобную модель для выявления их потенциальных возможностей. Растительные клетки имеют определенное преимущество по сравнению с соматическими клетками животных организмов. Из одиночной соматической растительной клетки в определенных условиях (культуральная среда специфического состава) может развиться целый организм. В качестве модельных систем используются суспензии клеток и каллусная ткань различных видов растений — моркови, табака, петрушки, дурмана и многих других.

Метод культуры растительных тканей впервые был использован в конце XIX столетия Фёхтингом (Vöchting, 1892, 1906). Однако долгое время в связи с рядом технических трудностей он не находил широкого применения.

Новым толчком к исследованиям в этой области явились работы Готре (Gautherét, 1932) во Франции и Уайта (White, 1934) в США, которые использовали каллусную культуру для изучения дифференциации ткани под влиянием различных факторов. За последние 20 лет метод культуры ткани стал одним из главнейших экспериментальных подходов в биологии. Благодаря ему стало возможным получение гаплоидов, протопластов из растительных клеток и осуществление парасексуальной гибридизации.

---

[1] В настоящем обзоре использованы работы, опубликованные до 1976 г.

Использование этого метода открывает новые перспективы для селекции и генетики растений, а также для теоретических работ, связанных с проблемами морфогенеза.

Методы культивирования изолированных клеток

В 1902 г. немецкий ботаник Габерландт (Haberlandt, 1902) впервые высказал мысль о возможности культивирования одиночных клеток и предположил, что можно искусственным путем вырастить зародыши из соматических клеток.

Только спустя 50 лет благодаря разработке оригинальных методов культивирования клеток удалось добиться развития целых растений из одиночной изолированной клетки или группы клеток (Steward et al., 1958, 1961; Reinert, 1959, 1962; Konar, Nataraja, 1965а; Vasil V., Hildebrandt, 1965а, б, и др.).

Для получения клонов ткани из одиночных клеток был предложен метод «няньки» (Muir et al., 1954, 1958; Braun, 1959; Бутенко, 1964, 1970). Торри (Torry, 1957) описал технику культуры висячей капли. Метод платирования, разработанный Бергманном (Bergmann, 1959), широко используется и в настоящее время для выращивания клеток различных видов растений (Reinert, 1963, 1968; Gibbs, Dougall, 1963, и др.). Джонс с соавторами (Jones et al., 1960), а позднее В. Вазил и Хильдебрандт (1965а) применили метод микрокультуры для наблюдения за делением и ростом одиночных полностью изолированных каллусных клеток. Подробное описание перечисленных методов дано в обзоре Конара (Konar, 1967/1968).

Различными исследователями были разработаны и предложены разнообразные питательные среды — Уайта, Готре, Нича, Мурасиге и Скуга, Хеллера и др. (Бутенко, 1964; Бутенко, Смирнов, 1967). Применение синтетических сред имеет определенное преимущество — известны все составляющие их компоненты. Но иногда без добавления природных продуктов не удается поддерживать рост клеток и вызвать их дифференциацию. Поэтому во многие культуральные среды кроме известных ростовых веществ включают различные сложные продукты — кокосовое молоко, гидролизат казеина, дрожжевой экстракт и т. п., состав которых еще недостаточно изучен. Например, эндосперм кокосового ореха на разных этапах развития обладает совершенно различными свойствами. Как показал химический анализ, кокосовое молоко имеет три основные фракции, содержащие аминокислоты, сахара и цитокинины (Pollard et al., 1961; Van Staden, 1976), соотношение которых в процессе развития эндосперма, вероятно, меняется. Возможно, этим объясняется неидентичность результатов, полученных разными экспериментаторами при использовании сред с добавкой кокосового молока.

Каллусная и суспензионная культуры

Способность к каллусогенезу обнаружена почти у всех частей растения — завязи, семяпочки, нуцеллуса, зародыша, эндосперма, пыльника, пыльцы, стебля, корня и т. д. Процесс каллусообразования обычно сопровождается дедифференциацией клеток эксплантата до меристематического состояния. Каллусная ткань может быть отделена от растения-донора и культивирована in vitro. Исследования многих авторов выявили, что не все клетки в каллусной ткани одинаковы по характеру роста и физиологическим показателям (Hildebrandt, Riker, 1958; Hirth, Ledeurier, 1965; Sievert, Hildebrandt, 1965; Thorpe, Meier, 1972, и др.). Происхождение и тип каллуса сказываются на результатах дифференциации. Процесс дедифференциации при образовании каллуса может сопровождаться дифференциацией на гистогенетическом и органогенетическом уровнях. Так, Джонс (Jones, 1974), рассматривая вопросы гистогенеза, отмечает возможность образования сосудистых пучков в каллусной ткани. Фоскет (Fosket, 1968), исследуя процесс дифференциации сосудистой системы, показал, что клетки коры не способны к прямой трансформации в ксилемные элементы, а должны пройти через один митотический цикл в присутствии специфического стимулятора.

При соответствующих условиях в каллусе могут идти процессы органогенеза (образование корней, почек) и эмбриоидогенеза. В том случае, когда на путь морфогенеза вступают вакуолизированные каллусные клетки (Jones, 1974, и др.) или любая другая дифференцированная ткань, происходит процесс дедифференциации подобных клеток, что сопровождается их делением на более мелкие эмбриональные клетки.

Пассируемый каллус продолжает образовывать различные типы органов, иногда по неизвестным причинам может прекратить морфогенез. В некоторых случаях каллус растет как недифференцированная масса клеток в течение неограниченного периода времени при многих пересевах, т. е. морфогенеза не происходит.

Из каллуса могут быть получены суспензионные культуры. Для диссоциации каллуса и перевода его в суспензию применяют разнообразные методы — химические (Northcraft, 1951; Konar, 1967/1968, и др.), и физические (Melchers, Engelmann, 1955; Nickell, 1956; Konar, Nataraja, 1965a, и др.).

В суспензионной культуре обнаруживается присутствие разнородных клеток и эмбриональных клеточных комплексов (ЭКК). Соотношение между ними меняется в зависимости от объекта и методов приготовления суспензии. При некоторых условиях эти клетки и ЭКК могут встать на определенный путь морфогенеза.

В суспензии эмбриональные клетки в ЭКК легко определяются только после нескольких дней пролиферации ЭКК, когда в них начинается деление. Необходимо отметить, что деление в этих клетках не соответствует классическим представлениям, основанным на описаниях Сакса (Sachs, 1887) и Эррера (Errera, 1888). Очень мало работ посвящено цитологической и биохимической идентификации клеток, инициирующих эмбриоиды (Butenko, 1971; Wochok, 1973). По-видимому, существующие экспериментальные методы не пригодны для выявления эмбриоид- и органинициирующих клеток in vitro и изучения ранних стадий эмбриоидогенеза и органогенеза.

Необходимо отметить, что терминология, используемая в настоящее время в области исследования дифференциации и морфогенеза в культуре in vitro, очень запутана. Это затрудняет анализ работ, осложняет сопоставление структур, образованных in vitro, со структурами, развивающимися in vivo, вносит путаницу в понимание многих процессов, мешая выявить закономерности морфогенеза. В качестве примеров можно привести неправильное использование многими авторами терминов «адвентивный зародыш», «эмбриогенез», «андрогенез» и др. (Ball, Joshi, 1966; Wochok, 1973; Heszky, 1973, и др.). Эмбриологи под термином «адвентивный зародыш» понимают дополнительные зародыши, возникающие из разных клеток зародышевого мешка, нуцеллуса или интегумента, помимо основного (полового) зародыша, занимающего определенное положение в зародышевом мешке. Поэтому, вероятно, этот термин не следует использовать для эмбриоидов, формирующихся в каллусной и суспензионной культурах.

Под термином «эмбриогенез», очевидно, следует понимать только развитие полового зародыша, а для развития эмбриоидов правильнее использовать термин «эмбриоидогенез». Согласно существующей ботанической терминологии, эмбриологи подразумевают под «андрогенезом» (мужской партеногенез) так же, как и под «гиногенезом» (женский партеногенез), развитие растения из гаметы (Поддубная-Арнольди, 1964, с. 333; 1976, с. 365), поэтому применение термина «андрогенез» для обозначения процесса образования гаплоидных растений in vitro из микроспор и других структур пыльника неправильно.

По-видимому, в настоящее время назрела необходимость унифицировать существующую терминологию для структур и процессов, имеющих место in vivo и in vitro.

В данном обзоре, посвященном эмбриоидогенезу у покрытосеменных растений, мы будем придерживаться следующих терминов:

Эмбриональная клетка (эмбриогенная клетка; проэмбриогенная клетка и т. д.) [2] — клетка в каллусной и суспензионной культурах, потенциально способная к эмбриоидогенезу.

Эмбриоидная клетка — инициальная клетка эмбриоида.

Эмбриональный клеточный комплекс — ЭКК (эмбриогенные массы, проэмбриогенные массы, эмбриональные группы, клеточные агрегаты, проэмбриональные скопления, микрокаллусы, макрокаллусы и т. д.) — комплекс разнородных клеток, который может инициировать эмбриоиды.

Эмбриоид (зародышеподобная структура, адвентивный зародыш, зародыш и т. д.) — биполярная структура (сопряженное развитие апексов побега и корня), с самых первых этапов своего развития образующаяся асексуально из соматической клетки. Развитие эмбриоида на ранних стадиях не всегда подчинено определенным закономерностям, присущим половому зародышу (упорядоченность первых делений, наличие суспензора и т. д.).

Эмбриоидогенез (эмбриогенез, соматический эмбриогенез) — процесс развития эмбриоида.

Геммогенез (от латинского gemma — почка) — процесс развития почки:

а) вегетативный геммогенез — процесс развития вегетативной почки,

б) репродуктивный (генеративный, флоральный) геммогенез — процесс развития цветочной почки.

Ризогенез — процесс развития корня.

Морфогенез — процесс развития морфологических структур организма.

Вопросы терминологии, связанные с классификацией процессов морфогенеза in vivo и in vitro, более подробно будут рассмотрены в следующей публикации.

Пути морфогенеза

Существуют разные точки зрения о путях морфогенеза in vitro у различных покрытосеменных растений. Р. Г. Бутенко (1974, 1975а) считает, что в клеточных культурах реализуются органогенез (образование корней и почек — ризогенез и вегетативный геммогенез, — *Т. Б.*), соматический эмбриогенез [3] (эмбриоидогенез, — *Т. Б.*) и флоральный морфогенез (репродуктивный геммогенез, — *Т. Б.*).

Согласно Гальперину (Halperin, 1973), дифференциация целых растений в культуре может происходить посредством эмбриогенеза (эмбриоидогенеза, — *Т. Б.*) путем образования почек с последующим развитием адвентивных корней (геммогенез+ризогенез, — *Т. Б.*), а также через апикальную меристему.

О. Ф. Михайлов (1973) относит восстановление целого растения изолированной его частью к репаративной репродукции или, по терминологии Токина, к соматическому эмбриогенезу. Он отмечает возможность трех типов соматического эмбриогенеза у изолированных семядолей гороха и подсолнечника: 1 — пространственно-раздельное заложение корневого и стеблевого апексов с последующим объединением их общей проводящей системой (ризогенез+геммогенез, — *Т. Б.*); 2 — образование соматического зародыша из одной крупной инициальной клетки каллуса путем кариокинетического деления этой клетки аналогично развитию полового зародыша, но без семядолей (эмбриоидо- или геммогенез, — *Т. Б.*); 3 — дифференциация зародышеподобной структуры, или эмбриоида, из инициальной клетки каллуса при кариокинезе, но без цитокинеза (эмбриоидогенез, — *Т. Б.*).

---

[2] В скобках даны термины, употребляемые различными авторами.

[3] Впервые термин «соматический эмбриогенез» был предложен Б. П. Токиным (1959, 1969) для обозначения развития целых организмов из соматических клеток.

Джонс предполагает возможность наличия множества путей морфогенеза (роста и регенерации) в культуре моркови in vitro (Jones, 1974) (схема 1).

Некоторые авторы указывают, что растительные ткани, клетки, протопласты и пыльцевые зерна, культивируемые in vitro, способны давать растения либо путем образования побегов и корней (геммогенез+ризогенез, — *Т. Б.*) либо через «эмбриогенетические стадии», напоминающие развитие полового зародыша (Sangwan, Harada, 1975).

По нашему мнению, реализация морфогенеза in vitro может осуществляться четырьмя путями (схема 2).

В настоящем обзоре мы остановимся на рассмотрении одного из путей морфогенеза — эмбриоидогенеза.

Различные гипотезы дифференциации эмбриоидов

Впервые эмбриоидогенез у цветковых растений был обнаружен Стюардом (Steward, 1958) и Райнертом (Reinert, 1958, 1959, 1962) при изучении морфогенеза в суспензионной культуре моркови. Для получения каллусной ткани авторы использовали клетки вторичной флоэмы корня и зародыши моркови.

В настоящее время эмбриоидогенез in vitro установлен для многих видов растений (см. таблицу в тексте). Следует отметить, что при составлении таблицы могли вкрасться не зависящие от нас ошибки из-за отсутствия идентичности терминологии у исследователей, занимающихся морфогенезом in vitro. Так, некоторые авторы используют термин эмбриогенез для описания образования почек, другие — в одной и той же работе один и тот же процесс обозначают по-разному.

До сих пор не выяснено, по каким причинам у одних видов растений эмбриоидогенез легко индуцируется, а у других нет. Известно, что различные таксоны, например *Daucus carota* (Reinert, 1958, 1959; Steward, 1958; Бутенко, 1964; Halperin, 1966а), *Petroselinum hortense* (Vasil I., Hildebrandt, 1966а), *Ranunculus sceleratus* (Konar, Nataraja, 1964, 1965а), *Bromus inermis* (Gamborg et al., 1970) и др., легко продуцируют эмбриоиды в суспензионных и каллусных культурах. Некоторые виды — *Nicotiana tabacum* (Бутенко, Яковлева, 1962, 1967; Бутенко, 1964, 1975а; Vasil V., Hildebrandt, 1965б; Hildebrandt, 1970), *Cichorium endivia* (Vasil I., Hildebrandt, 1966б) — не обладают этим свойством, а образуют в изобилии только корни и почки. Однако есть и такие растения, как *Panax ginseng* (Бутенко и др., 1968), *Petunia inflata* и *P. hybrida* (Rao et al., 1973а, б), различные виды пионов [4] и другие, которые могут развивать почки, корни и эмбриоиды. Причина неспособности многих культивируемых соматических тканей разных видов к эмбриоидогенезу до сих пор остается неизвестной, несмотря на то что это явление изучается уже много лет.

Установлено, что эмбриоиды могут образовываться как в суспензионной, так и в каллусной культурах. Однако вопрос о том, как протекает эмбриоидогенез in vitro, является до настоящего времени дискуссионным (Maekawa et al., 1963; Kato, Takeuchi, 1963; Kato, 1968; Данилина, 1970, 1972, и др.).

Некоторые исследователи (Steward et al., 1958; Reinert, 1959; Backs-Hüsemann, Reinert, 1970, и др.) считают, что эмбриоид развивается из одиночной изолированной клетки каллусной ткани или суспензии. Стюард с соавторами (Steward et al., 1970) исходят из предположения, что от-

---

[4] Доложено на симпозиумах по эмбриологии растений (Батыгина, Яковлев, Бутенко, 1972; Яковлев, Батыгина, 1977).

СХЕМА 1

Пути морфогенеза (по Джонсу)

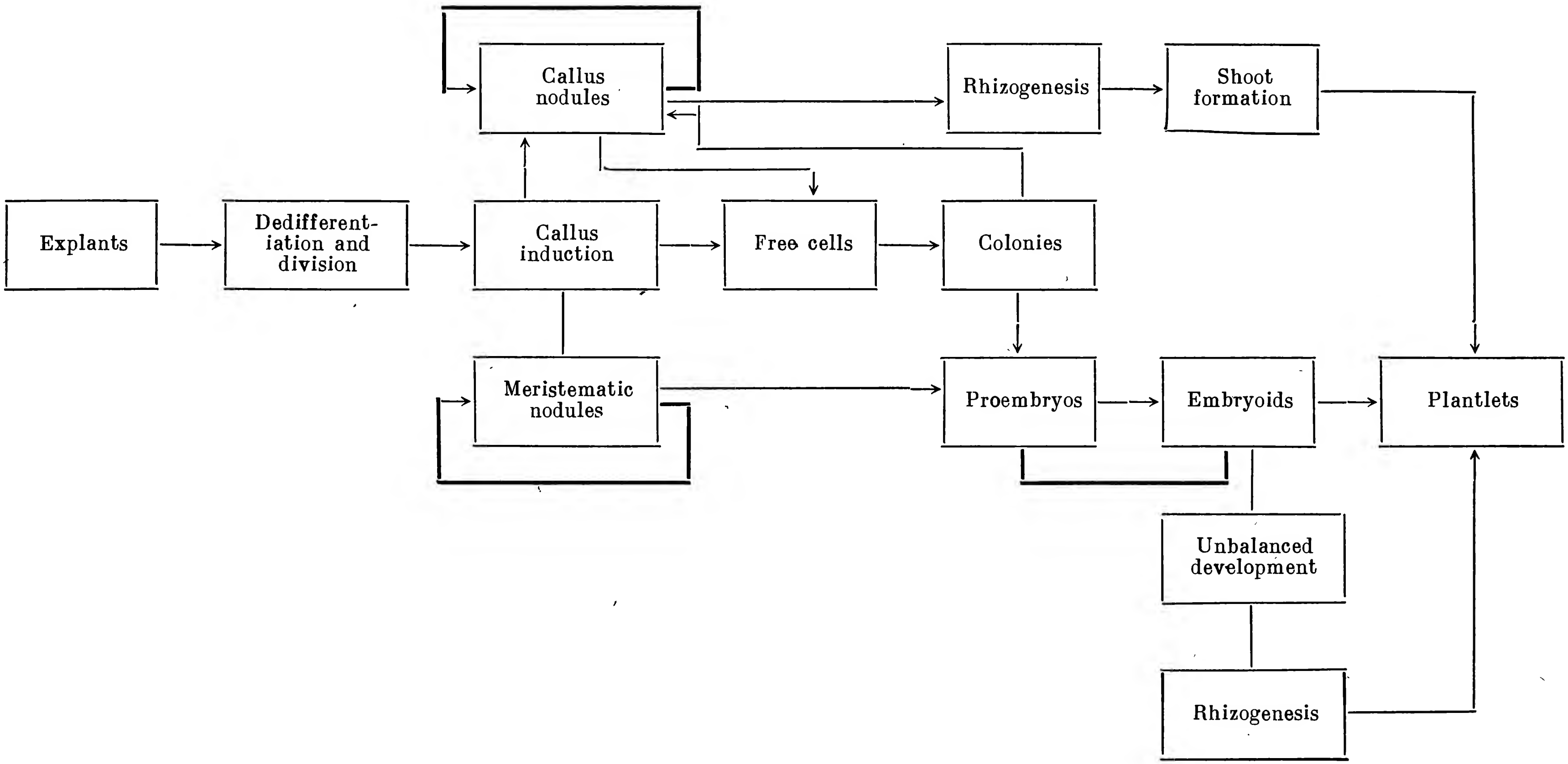
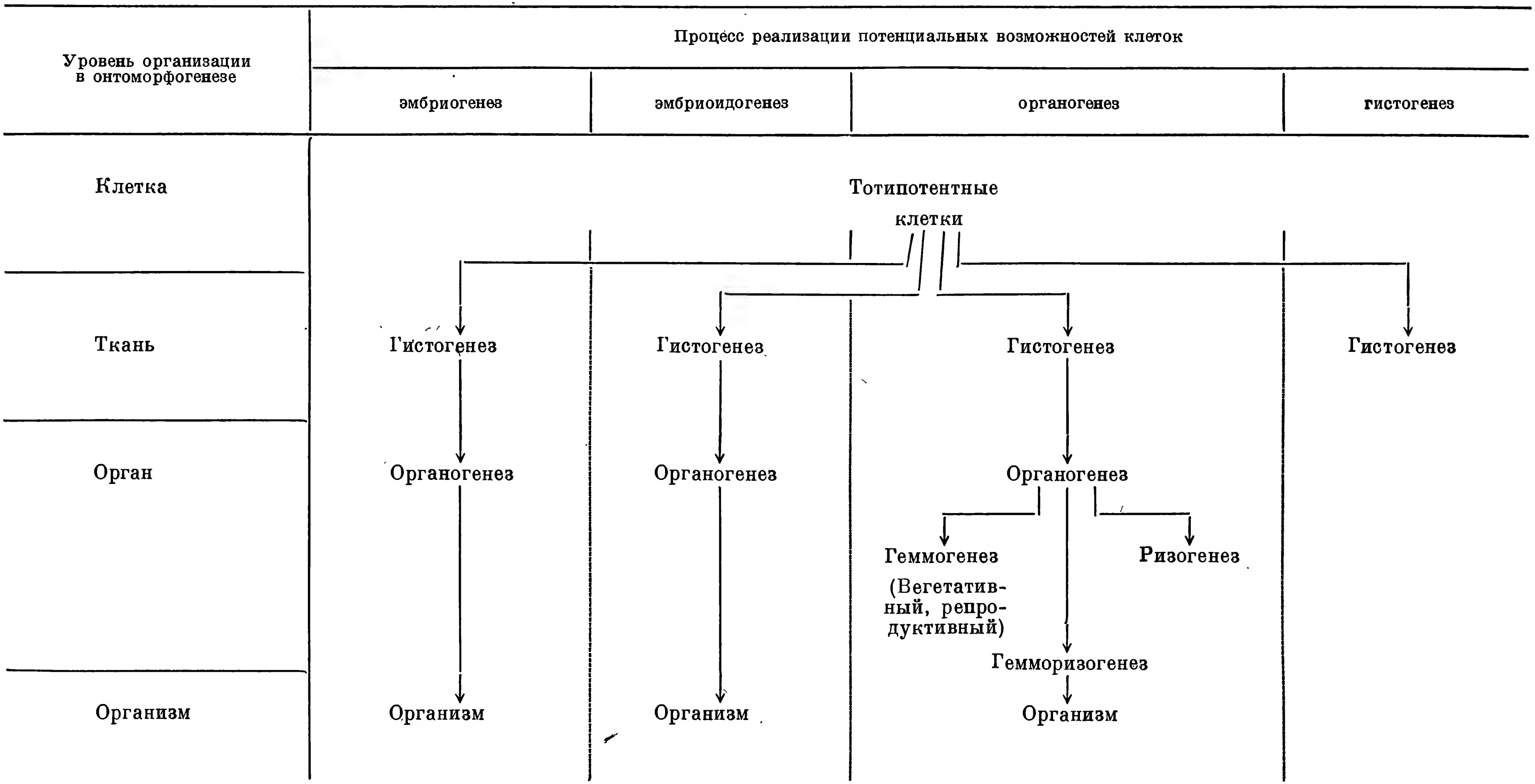


СХЕМА 2

Пути морфогенеза in vitro



Виды растений, для которых получены эмбриоиды в культуре in vitro
(в каллусной и суспензионной культурах) *

Порядок	Семейство	Вид	Литературная ссылка
Покрытосеменные			
Araliales	*Apiaceae*	*Anethum graveolens*	Johri, Sehgal, 1963; Ratnamba, Chopra, 1974
		Apium graveolens	Reinert et al., 1966
		Carum carvi	Ammirato, 1973
		Daucus carota	Reinert, 1958; Steward, 1958
		Didiscus coerulea	Ball, Joshi, 1966
		Foeniculum vulgare	Maheshwari, Gupta, 1965
		Petroselinum hortense	Vasil I., Hildebrandt, 1966a
		Sium suave	Ammirato, Steward, 1971
	Araliaceae	*Panax ginseng*	Бутенко и др., 1968
Caryophyllales	*Aizoaceae*	*Mesembryanthemum floribundum*	Mehra A., Mehra P., 1972
	Cactaceae	*Neomammillaria prolifera*	Minocha, Mehra P., 1974
Euphorbiales	*Euphorbiaceae*	*Ricinus communis*	Satsangi, Mohan Ram, 1965
		Euphorbia pulcherrima	Nataraja, 1975
Gentianales	*Asclepiadaceae*	*Tylophora indica*	Rao et al., 1970
	Rubiaceae	*Coffea robusta*	Staritsky, 1970
Liliales	*Alliaceae*	*Nothoscordum fragrans*	Halperin, 1970
	Liliaceae	*Asparagus officinalis*	Wilmar, Hellendoorn, 1968
		Lilium sp.	Sheridan, 1968
Papaverales	*Papaveraceae*	*Macleaya cordata*	Kohlenbach, 1965, Kohlenbach et al., 1975
Poales	*Poaceae*	*Bromus inermis*	Gamborg et al., 1970
Polemoniales	*Convolvulaceae*	*Cuscuta reflexa*	Maheshwari, Baldev, 1961
Ranunculales	*Ranunculaceae*	*Ranunculus sceleratus*	Konar, Nataraja, 1964
		Nigella damascena	Sethi, Rangaswamy, 1976
Rutales	*Rutaceae*	*Citrus reticulata*	Sabharwal, 1963
		Citrus microcarpa	Rangaswamy, 1961
Santalales	*Loranthaceae*	*Nuytsia floribunda*	Nag, Johri, 1969
	Santalaceae	*Santalum album*	Rao, 1965; Rao Rangaswamy, 1971
Saxifragales	*Crassulaceae*	*Kalanchoe pinnata*	Wadhi, Mohan Ram, 1964
Scrophulariales	*Scrophulariaceae*	*Antirrhinum majus*	Sangwan, Harada, 1975
	Solanaceae	*Atropa belladonna*	Thomas, Street, 1970
		Petunia inflata	Handro et al., 1972
		Petunia hybrida	
		Solanum melongena	Yamada et al., 1967
Голосеменные			
Coniferales	*Cupressaceae*	*Biota orientalis*	Konar, Oberoi, 1965

---

* Порядки и семейства размещены по классификации А. Л. Тахтаджяна (1966).

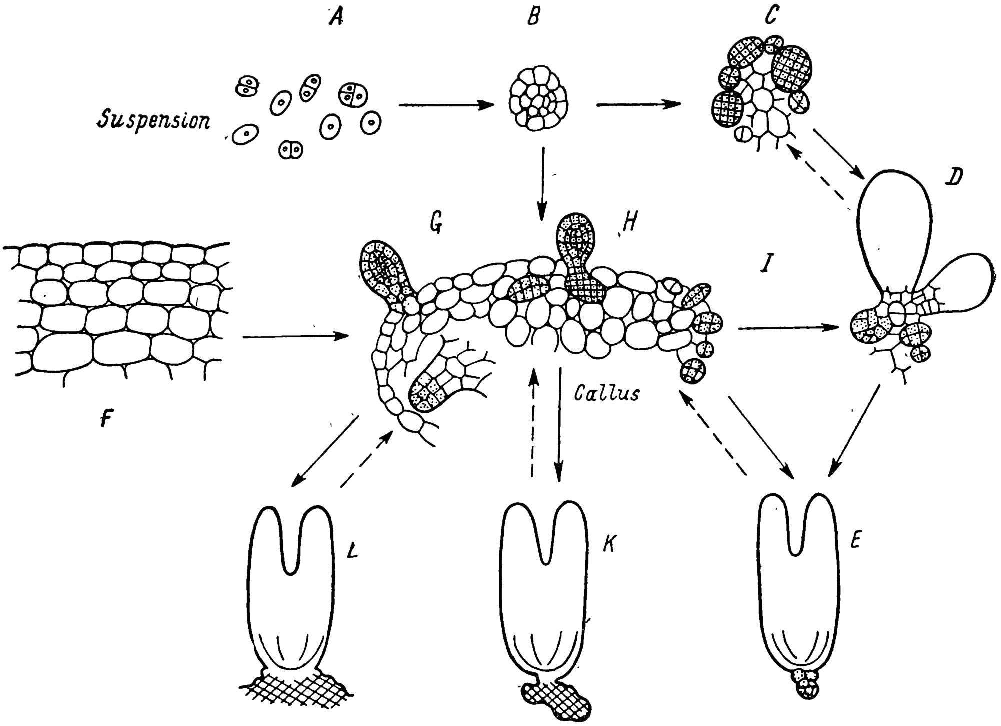


Рис. 1. Пути эмбриоидогенеза (соматического эмбриогенеза) — по Haccius, 1973, у *Daucus carota* in vitro.

A — клеточная суспензия; *B* — ЭКК (небольшой клеточный комплекс — «микрокаллус»); *C* — образование малых групп поляризованных клеток; *D* — формирование эмбриоидов (проэмбрио); *E* — дифференцированный эмбриоид (зародыш); *F* — эксплантат; *I* — группы клеток, дающие эмбриоид (зародыш) *E*; *H* — многоклеточные образования, производящие эмбриоиды (зародыши) «почкованием»; *K* — дифференцированный эмбриоид (зародыш) с массивным суспензором; *G* — формирование эмбриоидов (зародышей) многоклеточного происхождения; *L* — дифференцированный эмбриоид (зародыш), подобно почкам возникающий на поверхности каллуса и не обнаруживающий при этом четкой границы.

(В скобках дана терминология Хациус).

дельные клетки каллусной или суспензионной культур ведут себя подобно зиготам и посредством регулярных делений дифференцируются в целые растения. Такая гипотеза базируется на представлении об оплодотворенной яйцеклетке (зиготе) в семяпочке как свободноживущей клетке, не имеющей коррелятивных связей с другими клетками зародышевого мешка. На основании этого авторы полагают, что для выражения тотипотентности соматической клетки необходима ее изоляция.

В отличие от взглядов Стюарда и Райнерта Гальперин с соавторами и другие исследователи выдвинули иную гипотезу, согласно которой эмбриоды возникают из одной или нескольких клеток поверхностных слоев ЭКК (Halperin, Wetherell, 1964; Halperin, 1966б; Halperin, Jensen, 1967; Konar, Nataraja, 1965а; Homés, Guillaume, 1967; Norrell, 1973 и др.). ЭКК представляет собой группу клеток, состоящую из двух типов разнородных клеток — периферических и центральных. Эмбриоиды «высвобождаются» из этих клеточных агрегатов на разных стадиях своего развития и ведут себя как самостоятельные единицы, способные к его завершению вплоть до образования целого растения. Хациус (Haccius, 1973) на основе анализа собственных и литературных данных также считает, что соматический зародыш формируется либо из одной клетки, либо из группы клеток внешнего слоя ЭКК в суспензионной и каллусной культурах (рис. 1).

Таким образом, в настоящее время рассматриваются два пути эмбриоидогенеза: первый — из одиночной изолированной клетки, второй — из одной клетки или группы клеток ЭКК.

Развитие эмбриоидов из одиночной изолированной клетки

Первым и пока единственным исследованием, где наиболее детально изучен путь образования эмбриоидов из одиночных изолированных клеток, являются работы Бакс-Хьюземанн и Райнерта (Back-Hüsemann, Reinert, 1970; Reinert et al., 1971; Reinert, 1973, — табл. I, см. вклейку). Успех эксперимента авторы объясняют подбором такой питательной среды, которая оказалась пригодной как для роста каллусной ткани, так и для индукции эмбриоидогенеза (Reinert et al., 1966; Reinert, Back-Hüsemann, 1969). Для получения большого количества одиночных клеток использовали рыхлую каллусную культуру *Daucus carota* L. var. «Lobbericher Futterübe», производную от эксплантатов из верхней трети главного корня, которые содержали части ксилемы, камбия и флоэмы. Каллусную ткань переводили в суспензию, которую затем фильтровали через тонкую материю. Из фильтрата с помощью центрифугирования при 4000 об/мин. отделяли одиночные клетки и группы из нескольких клеток и помещали на слой агара (3 мм) в чашки Петри, согласно методу агаровых пластинок (Bergmann, 1959; Reinert, Ardenne, 1964).

Большую часть исследуемых структур составляли паренхимные вакуолизированные клетки разной величины с крахмальными зернами. Кроме клеток этого типа обнаружены группы из мелких богатых цитоплазмой изодиаметрических эмбриональных клеток, заполненных клеточными включениями. Эти клетки редко встречаются одиночно, а, как правило, образуют ЭКК, которые не всегда диссоциируют.

Деление и дифференциация паренхимных одиночных вакуолизированных клеток происходили двумя путями, в результате которых наблюдались паренхимные клеточные колонии, дальнейшая судьба которых неизвестна, либо группы мелких эмбриональных клеток, далее развивающихся в эмбриоиды.

Превращение вакуолизированной паренхимной клетки в эмбриональную и последующая дифференциация из нее эмбриоида, как описывают авторы, происходили следующим образом. Вакуолизированная удлиненная клетка неравно делится, образуя две дочерние клетки (табл. I, *1*). Одна из них быстро и часто делится, давая беспорядочно составленный эмбриональный клеточный комплекс, в то время как другая растягивается (иногда в ней проходит еще несколько делений) и образует суспензор (табл. I, *2*—*7*). Эмбриональный клеточный комплекс, состоящий из мелких округлых, богатых цитоплазмой клеток, почти весь дифференцируется в типичный глобулярный или сердечковидный эмбриоид. Исключение ауксина из питательной среды стимулировало эти ранние эмбриональные стадии к дальнейшему развитию (Reinert, 1959; Reinert et al., 1971). Часть клеток ЭКК (в зоне «корневого полюса»), не участвующая в образовании главного эмбриоида, может делиться и формировать дополнительные глобулярные эмбриоиды, рост которых задерживается процессом образования главного эмбриоида. Иногда такие же дополнительные эмбриоиды появляются на суспензоре, возникающем из дочерней клетки. Но из описания этих авторов не понятно, из каких структур образуются дополнительные эмбриоиды — из одной клетки или группы клеток суспензора или ЭКК.

Таким образом, эти исследователи впервые продемонстрировали возможность образования одного или нескольких эмбриоидов из одиночной изолированной клетки.

Сравнивая процессы формирования эмбриоида и полового зародыша, Бакс-Хьюземанн и Райнерт пришли к выводу, что развитие эмбриоида *Daucus carota* не соответствует во всех деталях нормальному половому эмбриогенезу. На основе отсутствия регулярности в делениях эмбриоидов и типичного нитевидного подвеска авторы присоединяются к мнению Хациус (Haccius, 1965а, б), согласно которому эмбриоиды in vitro развиваются подобно нуцеллярным и интегументальным зародышам, формирующимся в семени.

Однако анализ данных и рисунков, приведенных исследователями (Бакс-Хьюземан и Райнерт) показывает, что в их работах отсутствуют последовательные картины раннего эмбриоидогенеза, которые могли бы свидетельствовать о прямом и организованном пути образования эмбриоида из одиночной изолированной клетки.

Заслуживают внимания цитологические картины начальных стадий эмбриоидогенеза в культуре моркови, полученные Хецки (Heszky, 1973). Автор рассматривает результаты своей работы как подтверждение данных Бакс-Хьюземанн и Райнерта (Backs-Hüsemann, Reinert, 1970), считая, что развитие эмбриоидов идет подобно формированию полового зародыша из одиночной изолированной клетки. Однако здесь также отсутствует полная характеристика всех последовательных этапов эмбриоидогенеза, которая могла бы подтвердить это положение.

Гипотеза прямого пути образования эмбриоида из одиночной изолированной клетки критиковалась некоторыми исследователями (Torrey, 1966; Homes, Guillaume, 1967). Очевидно, ввиду отсутствия в работах Бакс-Хьюземанн и Райнерта (1970), Райнерта, (1973) и Хецки (1973) детальных цитоэмбриологических данных по первым этапам эмбриоидогенеза из одиночной изолированнной клетки in vitro в настоящее время действительно преждевременно говорить о «прямом» и организованном пути образования эмбриоида.

Эмбриоидогенез из эмбрионального клеточного комплекса

В настоящее время имеется ряд сообщений, в которых приводятся факты возникновения эмбриоидов в суспензионных и каллусных культурах у разных видов покрытосеменных растений из клеток ЭКК. В этих работах благодаря применению гистохимического, электронномикроскопического и других методов выявлены интересные особенности, касающиеся строения ЭКК и образования из них эмбриоидов.

Процесс развития эмбриоидов из ЭКК наиболее полно описан Стритом с соавторами (Street, Withers, 1974; McWilliam et al., 1974; Smith, Street, 1974), которые использовали в качестве объекта клеточную суспензию культурной моркови (табл. II, см. вклейку). Суспензия состояла из больших вакуолизированных свободных клеток, агрегатов этих клеток различной формы и величины и ЭКК. Большие вакуолизированные клетки и их агрегаты, по мнению авторов, являются фрагментами ЭКК. Они появляются в культуре в результате «высвобождения» эмбриоидов из ЭКК и не проявляют никаких признаков дальнейшего развития. Однако в некоторых работах отмечено, что иногда большие вакуолизированные клетки делятся, образуя колонии из таких же клеток (Blakely, Steward, 1964; Ball, Joshi, 1965; Jones, 1974).

Эмбриональный клеточный комплекс состоит из разнородных периферических и центральных клеток (табл. II, *1*). Поверхностные клетки (3—6 слоев) содержат большие ядра, плотную цитоплазму, мелкие вакуоли, сосредоточенные вокруг ядра, и крупные крахмальные зерна. Встречаются удлиненные поверхностные клетки, свободные от крахмала; их цитоплазма сильно вакуолизирована, и они кажутся почти пустыми. Центральные клетки ЭКК имеют небольшое компактное ядро, цитоплазму с крупной центральной вакуолью и большим числом мелких крахмальных зерен. Стенки центральных клеток значительно толще периферических. Поверхностные клетки в отличие от центральных проявляют высокую дегидрогеназную активность и имеют более высокое содержание РНК.

Эмбриоид возникает путем поперечных делений одной из поверхностных клеток, в результате чего образуется базальная и апикальная терминальная) клетки (табл. II, *2*). Дериваты апикальной клетки дают собственно эмбриоид, дериваты базальной — суспензор (табл. II, *3—8*).

Для полной дифференциации эмбриоида из ЭКК необходимо на определенном этапе развития ЭКК изъять из культуральной среды ауксин 2,4-Д (2,4-дихлор-феноксиуксусная кислота) (Konar et al., 1972; McWilliam et al., 1974). Длительное пребывание ЭКК в среде, содержащей ауксин, приводит к пролиферации клеток, составляющих эмбриональный комплекс, и прекращению дифференциации эмбриоидов.

При переносе на среду без 2,4-Д в периферических слоях ЭКК появляется большое число асинхронно делящихся эмбриоидов, которые на разных стадиях своего развития «высвобождаются» из ЭКК и заканчивают дифференциацию как самостоятельные единицы. Самой обычной стадией, на которой эмбриоиды выходят из ЭКК, авторы считают сердечковидную, или торпедовидную (табл. II, *9—11*).

Как показали эти исследования, эмбриоиды, формирующиеся как на поверхности, так и внутри ЭКК, с самых ранних этапов развития всегда имеют четкий контур. По мнению авторов, это свидетельствует об определенной изоляции эмбриоида с окружающими клетками ЭКК.

«Урожай» эмбриоидов в среде без 2,4-Д связан с числом ЭКК ко времени их переноса из среды, содержащей 2,4-Д (McWilliam et al., 1974; Jones, 1974).

Мак-Вильям с соавторами своими детальными исследованиями суспензионной культуры дикой моркови показали, что последовательность первых делений в эмбриоидогенезе имеет определенный характер. Однако, как отмечают сами авторы, нет полной идентичности в первых этапах развития эмбриоида и полового зародыша. Согласно классификациям для половых зародышей (Schnarf, 1929; Johansen, 1950), характер первых делений эмбриоида моркови позволяет отнести его к типу *Cruciferae* (*Onagrad*), а не к типу *Solanaceae*, к которому относят половой зародыш этого таксона (Borthwick, 1931; Mestre, Guignard, 1971). Поздние стадии эмбриоидогенеза моркови обнаруживают большое сходство с развитием полового зародыша, как это было уже ранее отмечено Гальпериным (1966а, б) и другими авторами.

Однако при развитии эмбриоида наблюдается более поздняя дифференциация эмбриодермы и бóльшая вариабельность в числе суспензорных клеток, чем у полового зародыша.

Мак-Вильям и соавторы указывают, что в культуре часто встречаются различные аномальные эмбриоиды, у которых, например, нарушена билатеральная симметрия (эмбриоиды с единственной семядолей и т. п.), а также имеется большая вариабельность в развитии суспензора. Эти авторы поднимают ряд важных вопросов, а именно: находятся ли под генетическим контролем первые деления полового зародыша и судьба каждой клетки четырехклеточного проэмбрио; не следует ли считать, что первые этапы развития зародыша и эмбриоида подчинены интегрированному поляризованному росту? По их мнению, это способствует значительной гибкости и модификации ранних стадий и полового зародыша, и эмбриоида под действием внешних факторов без нарушения закладки органов и дальнейшей дифференциации. Как отмечают Мак-Вильям с соавторами, их точка зрения по этому поводу возникла под влиянием работы Бортвика (Borthwick, 1931), посвященной развитию зародыша моркови, в которой сообщается о значительной вариабельности порядка деления в зародыше.

Как уже отмечалось, в ходе образования эмбриоидов увеличивается количество удлиненных «пустых» клеток в поверхностных слоях ЭКК. Происхождение этих вакуолизированных клеток, свободных от крахмала, окончательно не выяснено. Однако имеются доказательства того, что они образуются из некоторых поверхностных клеток, хотя не исключено также, что отдельные клетки берут свое начало от центральных, освободившихся от крахмала.

Уцелевшие из ЭКК группы мелких, богатых цитоплазмой клеток (их размеры могут варьировать) при переносе на среду, содержащую 2,4-Д, вновь пролиферируют, образуя новые ЭКК. Из этого описания следует, что поверхностные клетки состоят из двух типов клеток, одни из которых включаются в эмбриоидогенез, а другие, очевидно, — только в агрегатную пролиферацию. Однако заметное различие по структуре и цитохимическим реакциям между этими типами клеток не наблюдалось. Поверхностные клетки ЭКК были ранее рассмотрены при изучении эмбриоидогенеза у *Ranunculus sceleratus* (Thomas et al., 1972; табл. III, см. вклейку).

Судьба центральных клеток ЭКК в среде без 2,4-Д не выяснена. Однако на основании морфологии всех клеток, составляющих ЭКК, авторы полагают, что центральные клетки также теряют крахмал, удлиняются и в дальнейшем рассеиваются в суспензии среди других клеток. Гальперин (1970) с помощью метки тритиевым тимидином показал, что внутренние вакуолизированные клетки ЭКК не делятся и не синтезируют ДНК. Несмотря на то что роль этих клеток в эмбриоидогенезе не установлена, Гальперин предполагает, что они занимают такое же положение относительно образовавшихся периферических эмбриоидов, как суспензор в половых зародышах.

Описание процесса образования ЭКК, данное Мак-Вильямом с соавторами, несколько отличается от описания Гальперина. Последний считает, что сначала в результате продолжительной пролиферации клеток образуются маленькие плотные ЭКК, которые постепенно увеличиваются в размерах, давая большие ЭКК. Эти ЭКК состоят из периферических и центральных слоев клеток. Далее вследствие структурных изменений в ЭКК и старения некоторых клеток (Halperin, Jensen, 1967) большие ЭКК распадаются на маленькие. Биохимической особенностью ЭКК является необычайно высокая концентрация в них фитохрома (Wetherell, Koukkari, 1967). Это удивительно, так как качество света, по мнению этих исследователей, не имеет большого влияния на развитие эмбриоидов (Wetherell, 1969).

Маленькие ЭКК также состоят из периферических и центральных клеток. Стенки центральных клеток, как указывает Гальперин (1969), содержат высокие уровни гидролитических энзимов.

Таким образом, по данным Гальперина и других исследователей, в суспензии имеется два типа ЭКК, отличающихся друг от друга размерами и биохимическими особенностями. Гальперин отмечает, что из больших ЭКК обычно образуются аномальные эмбриоиды, а из маленьких ЭКК — нормальные, которые дифференцируются так же, как и половые зародыши. Особенностью дифференцированных эмбриоидов является ранняя вакуолизация их тканей, однако, как считает Гальперин, это отклонение свойственно не только эмбриоидам, но и зародышам, которые вычленяют из зародышевого мешка на ранних стадиях развития и выращивают в культуре.

В связи с тем что Мак-Вильям с соавторами не приводят размеров ЭКК и ничего не сообщают о ступенчатости процесса образования ЭКК, из которых формируются эмбриоиды, мы, к сожалению, не можем сравнить эти ЭКК с клеточными комплексами, описанными Гальпериным.

Наиболее слабым моментом всех исследований, касающихся эмбриоидогенеза из ЭКК у различных видов покрытосеменных растений (*Ranunculus sceleratus*, *Atropa belladonna*, *Daucus carota* и др.), является то, что до сих пор не удалось выявить инициальные клетки эмбриоидов. Оказалось возможным определить только слои клеток (поверхностные), дающие начало эмбриоидам. Ни одна из методик, использованных авторами, не обнаружила тонких различий между клетками, которые приступят к эмбриоидогенезу, и теми, которые не вступают на этот путь. Мак-Вильям с соавторами предлагают возможность того, что все клетки поверхностных слоев ЭКК потенциально эмбриональны и поэтому сходны по строению. После того как отдельные поверхностные клетки ЭКК переходят к эмбриоидогенезу, они ингибируют развитие эмбриоидов из рядом лежащих клеток и даже индуцируют в них изменения — исчезновение крахмала, поглощение воды, клеточное растяжение. В результате этого образуются «пустые» вакуолизированные клетки, которые наблюдаются в ЭКК среди развивающихся эмбриоидов.

Джонс (1974), рассматривая эмбриоидогенез у моркови, полагает, что образование эмбриоидов в культуре происходит вследствие различий в скорости деления поверхностных клеток. Однако он не указывает при этом, что́ индуцирует эти деления и от чего зависит асинхронность деления в поверхностных клетках.

Таким образом, разными исследователями представлены убедительные доказательства того, что эмбриоиды возникают из поверхностных клеток ЭКК. Из-за методических трудностей никому не удалось выявить инициальную клетку эмбриоида. Описание, приведенное Гальпериным, не исключает и другого пути образования эмбриоидов из ЭКК, при котором происходит преобразование всего ЭКК в эмбриоид. Последний способ несколько сходен с образованием эмбриоида, описанным Бакс-Хьюземан и Райнертом. Согласно этим авторам, ЭКК, средний диаметр которых при выделении составлял 220 мкм, в процессе культивирования увеличивались в размере в 4—5 раз. Далее такие клеточные комплексы распадались на маленькие ЭКК, из которых развивались глобулярные и сердечковидные эмбриоиды (табл. I, *12*). При этом число возникающих эмбриоидов зависело от исходной величины изолированной клеточной группы. Так, из 12-клеточной меристематической группы получалось только 4 эмбриоида, в то время как из многоклеточной группы диаметром 400 мкм образовывалось до 100 эмбриоидов.

Из данного описания остается неясным, каким образом происходит дифференциация маленьких ЭКК из больших, на каком этапе их развития имеет место «распад» больших ЭКК и каким способом происходит формирование эмбриоидов из одной группы клеток ЭКК. Непонятно также, как протекает развитие эмбриоидов из ЭКК — одновременно или последовательно. Выяснение этих вопросов позволит определить, в чем состоит различие (если оно есть) способов образования эмбриоидов, описанных, с одной стороны, Стюардом и Райнертом с соавторами, и с другой — Стритом с соавторами и Гальпериным, и какова роль ЭКК в развитии эмбриоидов.

Факторы, индуцирующие эмбриоидогенез

Как было показано выше, необходимым условием любого органогенеза и эмбриоидогенеза является меристематическое состояние тех клеток, которые становятся эмбриоидными. Следующий важный вопрос заключается в выявлении факторов (физические, химические и др.), которые индуцируют или ингибируют эмбриоидогенез.

В настоящее время не установлено, обязательна ли физическая или физиологическая изоляция клеток, инициирующих эмбриоиды. Стюард и соавторы (Steward et al., 1964) высказали предположение, что культивируемая клетка подобно оплодотворенному яйцу не имеет цитоплазматических связей с другими клетками и свободна от регуляторных влияний, имеющихся в организованных тканях. Однако Гальперин полагает, что, несмотря на отсутствие цитоплазматических связей яйцеклетки, нельзя считать, что она не испытывает регуляторных влияний.

Гальперин (1970), Конар с соавторами (Konar, Nataraja, 1965б; Konar et al., 1972б) и Томас и другие (Thomas et al., 1972) показали, что не всегда необходима физическая и физиологическая изоляция эмбриоидных клеток. Последние авторы установили, что у *Ranunculus sceleratus* эмбриоидные (эмбриональные) эпидермальные клетки проростков и поверхностные клетки каллуса на первых этапах развития цитоплазматически связаны с соседними клетками, однако эти связи прекращаются сразу же, как только эмбриоид становится многоклеточным.

Батон с соавторами (Button et al., 1974, и др.) полагают, что в овулярном каллусе цитрусовых «Shamouti» плазмодесмы в эмбриоидных клетках блокируются до начала в них делений.

Гальперин считает, что сравнительные ультраструктурные исследования нуцеллярного и интегументального эмбриоидогенеза in vivo и in vitro у апомиктичных видов, возможно, прольют свет на вопрос о необходимости физической и физиологической изоляции клеток, инициирующих эмбриоиды. Он приводит интересные данные по эмбриоидогенезу из клеток нуцеллуса у апомиктичного вида *Nothoscordum fragrans* и ряда других видов. Электронограммы нуцеллуса этого вида выявили плазмодесмы, которыми связаны все клетки нуцеллуса. Автор предполагает, что развитие эмбриоида из пролиферирующих нуцеллярных клеток в микропилярном районе зародышевого мешка является не автономной реакцией индивидуальных клеток на разрушение межклеточных связей, а реакцией ткани на ростовой стимул из какого-то неизвестного источника. Однако остается неясным, является ли образование эмбриоида результатом последующей физиологической изоляции одной или более клеток в пролиферирующем нуцеллусе. Представление о растительном организме как непрерывном «симпласте» подтверждается современными электронномикроскопическими данными (Robards, 1976).

Большую роль в индукции эмбриоидогенеза играют химические и гормональные факторы. Однако имеется очень мало сведений о физиологических процессах, происходящих внутри ткани при образовании эмбриоидов. В отдельных случаях в клетках может сохраниться эпигенетический контроль, ингибирующий проявление тотипотентности клеток; иногда он может быть снят химическими факторами. По мнению Стюарда с соавторами (Steward et al., 1964), к таким факторам относится эндосперм различных растений. Однако Гальперин (1970) и другие исследователи считают, что нет еще четких доказательств влияния эндосперма, в частности кокосового молока, на индукцию эмбриоидогенеза. В настоящее время нет еще возможности для эксперимента, который позволил бы провести тонкий анализ физиологии индукции.

Известно, что гормональный режим, используемый для пролиферации эксплантата, является решающим в индукции и дифференциации эмбриоидов (Johri, 1971; Steward, Mapes, 1971; Ammirato, Steward, 1971; Rao et al., 1973б, и др.). Наиболее эффективным ауксином в этом отношении является 2,4-Д. Однако имеющиеся в литературе данные относительно оптимальной концентрации ауксина на разных стадиях культуры или его исключения из питательного раствора довольно противоречивы. Ранее считалось, что для дифференциации эмбриоидов необходимо уменьшить концентрацию 2,4-Д или изъять этот ауксин из среды (Reinert, 1963; Nakajima, 1963; Halperin, 1964, и др.). Гальперин (1970) обобщил эти данные и представил модель образования эмбриоидов, согласно которой эмбриоидогенез в культуре дикой моркови разделяется на две стадии. Первая стадия, для которой необходимо присутствие в среде ауксина, включает дедифференциацию клеток эксплантата и образование эмбриональных клеток. Вторая стадия эмбриоидогенеза заключается в организации эмбриоидов при условии снижения концентрации или полного изъятия ауксина из среды.

Впоследствии Рао с соавторами (Rao et al., 1970; Rao, Narayanaswami, 1972) на примере каллусной ткани *Tylophora* показал, что развитие проэмбрио может идти на среде с 2,4-Д, но дальнейшая дифференциация требует снижения концентрации ауксина и добавления гидролизата казеина.

Для индукции эмбриоидогенеза в каллусных культурах петунии 2,4-Д также оказалась очень эффективной (Rao et al., 1973а). Однако не было необходимости снижать концентрацию этого ауксина или исключать из среды для полной дифференциации эмбриоидов, так как и в присутствии его развивалось большое количество зрелых эмбриоидов с семядолями. Развитие растений из этих эмбриоидов происходило только после переноса на среду без 2,4-Д. Аналогичные данные были получены для каллусных культур *Apium graveolens* и культурной формы *Daucus carota* (Reinert et al., 1966). Райнерт с соавторами показал, что разновидности моркови различаются по потребности в ауксине. Като и Такеучи (Kato, Takeuchi, 1966) удалось заменить 2,4-Д высокими концентрациями индолилуксусной кислоты, получив тот же эффект.

Существенное значение в определении того или иного пути морфогенеза в культуре имеет величина отношения цитокинин / ауксин. Так, еще Скуг и Миллер (Skoog, Miller, 1957) показали, что высокое отношение цитокинин / ауксин вызывает образование почек, а низкое — корней. Значение баланса между ауксинами и цитокининами подтверждает работа по индукции побегов, корней и эмбриоидов в стеблевых и листовых каллусных культурах петунии (Rao et al., 1973а, б). Авторами установлено, что α-нафтилуксусная кислота индуцирует множество корней, а 2,4-Д способствует росту и дифференциации эмбриоидов, которые в конечном счете развиваются в растения. Цитокинины, так же, как бензиладенин, зеатин и кинетин, вызывают образование почек. Разные варианты соотношений ауксинов и цитокининов проявлялись в изменении морфогенетической реакции. Ауксин 2,4-Д в сочетании с бензиладенином приводил к подавлению развития почек и тормозил дифференциацию эмбриоидов. Если бензиладенин использовался в соединении с β-индолилуксусной кислотой (ИУК), то ингибировалось развитие корней, но в изобилии появлялись почки.

По нашему мнению, эта работа является блестящей иллюстрацией того, что только хорошее знание объекта, использование различных сочетаний известных компонентов культуральной среды позволили исследователям получить различные типы морфогенеза в культуре. По-видимому, существовавшая до сих пор точка зрения, что одни виды растений никогда не дают эмбриоидов, а другие формируют только почки, должна быть пересмотрена. Мы не будем подробно останавливаться на роли всех гормонов и их взаимоотношениях с другими веществами при выращивании клеток, так как по этому вопросу имеется обширная литература (Гамбург, 1970; Кулаева, 1973; Szweykowska, 1974). Отметим только, что молекулярная основа контролирующей системы цитокинин—ауксин остается еще неизвестной.

Другая проблема индукции эмбриоидогенеза состоит в том, что некоторые ткани никогда не дают in vitro эмбриоидов и органов, независимо от гормонов и метаболитов, которыми они снабжаются. Отдельные ткани показывают ограниченную способность проявления тотипотентности, другие теряют эмбриоидогенный потенциал после нескольких субкультур (Meyer-Tenter, Reinert, 1973, и др.).

Известно, что большинство меристематических клеток, дающих начало эмбриоидам, диплоидны. Генетическое объяснение неспособности пассируемой ткани к морфогенезу основано на исследованиях, которые выявили изменения в уровне плоидности у продолжительно культивируемой ткани (Torrey, 1967; Murashige, Nakano, 1967; Шамина, 1970; Halperin, 1973, и др.). Особенно сильные изменения в хромосомном наборе происходят при выращивании культур на средах, содержащих кинетин (Torrey, Fosket, 1970; Wright, Northcote, 1973; Smith, Street, 1974, и др.). Клетки в таких культурах хорошо растут и делятся, но не способны дать растение, хотя и образуют иногда ЭКК и глобулярные эмбриоиды. Смит и Стрит (1974), используя смешанные культуры моркови, обнаружили, что эмбриональные клетки «конкурируют» с полиплоидными, а это может препятствовать сбалансированному эмбриоидогенезу и органогенезу. Кроме того, они выявили различные цитогенетические изменения хромосом при постоянстве их числа, которые тормозили сбалансированную регенерацию. Поэтому объяснения, основанные только на изменениях кариотипа, должны приниматься с осторожностью. Так, Сакристан и

Мельхерс (Sacristan, Melchers, 1969) получили анеуплоидные растения из 20-летних культур *Nicotiana tabacum*.

Отсутствие или потеря эмбриоидогенного потенциала в культуре, которая содержит тотипотентные клетки, может быть обусловлена и недостаточностью знаний о необходимых условиях для индукции и развития эмбриоидов in vitro. Так, было показано, что образование эмбриоидов моркови в культуре происходит на среде Мурасиге и Скуга M_S (Reinert et al., 1966; Reinert, 1967), в то же время каллус моркови, выращиваемый в течение нескольких лет на среде Уайта M_W, никогда не давал эмбриоидогенеза, но формировал корни. Однако если такие культуры переносили со среды M_W на M_S, они приобретали способность образовывать эмбриоиды.

Неспособность многих тканей формировать эмбриоиды и органы в культуре можно рассматривать так же, как проявление неполной дедифференциации в том смысле, что клетки сохраняют эпигенетические характеристики своей функции от исходного родительского растения (Halperin, 1969, 1973 и др.). Известно, что свойства исходной ткани могут сохраняться в многочисленных пересевах (Stoutemeyer, Britt, 1965, и др.). К сожалению, передача дифференцированного состояния клонами одной клетки у высших растений не изучалась в достаточной степени, так что механизм трансмиссии остается нерасшифрованным.

Следовательно, для индукции эмбриоидогенеза требуются знания об эпигенетических блоках, которые необходимо устранить во время дедифференциации клеток.

Клетки различных видов растений обладают большой пластичностью поведения и могут идти разными путями морфогенеза. Какой путь будет реализован в конкретной культуре, зависит от физиологических и генетических характеристик индивидуума, условий выращивания и истории самой культуры.

Заключение

Культивирование растительных клеток является новым важным подходом в генетике и селекции. Растительная клетка in vitro представляет собой удобную модель для изучения различных морфофизиологических и генетических проблем, так как работа с культивируемой клеткой проще, точнее и дешевле, чем с многоклеточными организмами. Однако применение метода культуры как для теории, так и для практики сопряжено с рядом трудностей. К ним следует отнести получение синхронизированных культур, которые позволили бы вести контролируемые эксперименты и дали бы возможность идентифицировать данные, имеющиеся в разных лабораториях мира. В настоящее время разработана методика частичной синхронизации культур (Бутенко, 1964; Halperin, 1964, 1967, 1970; Бычкова, Бутенко, 1974; Yeoman, 1974; Gould, Street, 1975, и др.).

В связи с тем что большинство растительных каллусов и ЭКК в суспензии состоят из неоднородных клеток, исследователи занимаются поиском новых более удобных объектов и все чаще обращаются к репродуктивным структурам, которыми занимаются эмбриологи. Примером такой модельной системы является овулярный каллус «Shamouti» из семяпочек *Citrus sinensis* Osb. (Button et al., 1974). Авторы этой работы показали, что в отличие от большинства растительных каллусов, представляющих смешанную популяцию разнородных, трудно идентифицируемых клеток, овулярный каллус «Shamouti» состоит из мелких меристематических клеток, являющихся эмбриональными. По-видимому, этот каллус — первая известная уникальная культура растительной ткани, которую составляют относительно однородные эмбриональные клетки.

Вероятно, и идентифицировать эмбриоидинициирующие соматические клетки как in vivo, так и in vitro будет легче у тех апомиктичных видов, которые обладают способностью продуцировать интегументальные и нуцеллярные эмбриоиды. Инициальные клетки эмбриоидов у таких растений точно локализованы и характеризуются определенным путем развития, отличающимся от поведения других клеток. Кроме того, у овулярного каллуса наблюдался стабильно высокий эмбриональный потенциал, который обычно падает у большинства растительных каллусов, культивируемых несколько лет. Другой интересной особенностью овулярного каллуса «Shamouti» является то, что эмбриоидогенез в нем автономный. Эти черты каллуса «Shamouti» очень ценны и удобны при изучении многих проблем морфогенеза, в частности эмбриоидогенеза.

За последние 10—15 лет выяснилось, что соматические клетки многих видов растений способны различными морфогенетическими путями давать растения. Однако, как уже было отмечено, существуют разные точки зрения относительно путей морфогенеза in vitro (Halperin, 1973; Михайлов, 1973; Jones, 1974; Бутенко, 1974, 1975а, б; Sangwan, Harada, 1975, и др.).

Мы не можем согласиться с трактовкой Гальперина в отношении предложенных им путей морфогенеза — эмбриогенеза (эмбриоидогенез — *Т. Б.*), образования почек (геммогенез — *Т. Б.*) с последующим развитием корней и меристемной культуры. Образование растений через апикальные меристемы, вероятно, стоит рассматривать как частный случай геммогенеза. Это видно из работ, посвященных меристемной культуре как одному из способов клонового размножения растений (Morel, 1960, 1965; Wimber, 1963; Hackett, Anderson, 1967; Walkey, Woolfitt, 1968; Skoog, 1971; Kartha et al., 1974, и др.).

Нам кажется, нет необходимости отделять флоральный (репродуктивный) морфогенез от органогенеза (образование почек и корней), как это полагает Бутенко (1974, 1975а, б), так как флоральный морфогенез представляет собой не что иное, как геммогенез, т. е. частный случай органогенеза.

Не совсем понятны некоторые моменты в описании путей морфогенеза, предложенные Джонсом (Jones, 1974). В частности, не ясно, как представляет автор образование растений через несбалансированное развитие эмбриоидов, когда идет только корнеобразование без формирования почек.

Многие исследователи (Михайлов, 1973, и др.), изучающие морфогенез in vitro, не разделяют процессы геммогенеза и эмбриоидогенеза, часто объединяя их в соматический эмбриогенез (т. е. эмбриоидогенез). Это тоже вносит путаницу в понимание морфогенетических процессов.

Необходимо отметить, что в искусственных условиях растения могут быть получены из изолированных зародышей. В этих случаях имеет место нормальный эмбриогенез.

На основании литературных и собственных данных следует отметить, что в ряде случаев в культуре in vitro (например, в каллусе) у некоторых видов покрытосеменных растений наблюдается формирование элементов проводящей системы, эпидермы и пр. При этом процесс останавливается на уровне тканевой организации. В дальнейшем вызвать другие формы морфогенеза не удавалось. В связи с этим, очевидно, можно предположить, что в этом случае гистогенез является самостоятельным и независимым процессом.

Учитывая вышесказанное, мы полагаем, что есть все основания считать, что в культуре in vitro морфогенез может реализовываться четырьмя разными путями: эмбриогенез, эмбриоидогенез, органогенез, гистогенез (см. схему 2). Естественно, что при воспроизведении растений в культуре in vitro любым из трех путей морфогенеза (эмбриогенеза, эмбриоидогенеза и органогенеза) онтоморфогенез сопровождается этапами гистогенеза и органогенеза.

Один из этих путей — эмбриоидогенез, детально рассмотренный нами в данной работе, может осуществляться разными способами (см. схему 3).

Хотя и имеются отдельные работы, позволяющие допустить возможность первого и четвертого способов эмбриоидогенеза, однако необходимы дальнейшие исследования для их подтверждения.

СХЕМА 3

Способы образования эмбриоида in vitro

Эмбриоидогенез

1. Из одиночной изолированной клетки — прямо и организованно (Heszky, 1973)
2. Из одиночной изолированной клетки через ЭКК и преобразование его в эмбриоид (Backs-Hüsemann, Reinert, 1970, 1973)
3. Из одной клетки ЭКК — прямо и организованно (Halperin, 1964, 1970; McWilliam, et al., 1974, и др.)
4. Из группы клеток ЭКК (Haccius, 1970, и др.)

Несмотря на возможные различия в инициации эмбриоидов, для их образования как in vitro, так и in vivo необходим общий, очень важный момент — образование «критической» массы. Возникновению эмбриоида нередко предшествует формирование первой критической массы (эмбрионального клеточного комплекса — ЭКК). Вторая критическая масса (например, глобулярная стадия эмбриоида) необходима для его дифференциации так же, как и для полового зародыша.

В случае формирования эмбриоидов из одиночной изолированной клетки (если он встречается, то, очевидно, редко), по-видимому, отсутствует потребность в первой критической массе — ЭКК. Можно предположить, что этот способ эмбриоидогенеза имеет место в такой культуре, в которой уже существует определенный «порог факторов», необходимый для развития эмбриоидов.

Следует отметить, что вторая критическая масса варьирует по своим размерам у различных видов растений как для эмбриоидов, так и для половых зародышей. Вероятно, наличие критической массы является неизбежной закономерностью прохождения эмбриоидогенеза и органогенеза in vivo и in vitro. Что индуцирует и обусловливает формирование определенной критической массы и какова ее функция — пока еще не выяснено.

В настоящее время известно, что у многих цветковых растений in vivo кроме полового зародыша могут образовываться асексуальные зародыши (эмбриоиды) из различных соматических клеток. Соматическая клетка in vitro так же, как и in vivo (в случае адвентивной эмбрионии), может функционировать как зигота. В природе существуют такие таксоны растений, которые регулярно in vivo продуцируют адвентивные эмбриоиды (некоторые виды *Allium*, *Poa*, *Citrus* и т. д.), и такие, которые не образуют их почти никогда (виды *Hordeum*, *Triticum* и т. д.). Аналогичная закономерность наблюдается и in vitro. Не совсем ясно, существует ли прямая корреляция между способностью к эмбриоидогенезу (формирование адвентивных зародышей) у апомиктичных видов in vivo и степенью реализации тотипотентности любых соматических клеток у этих же видов in vitro. Решение этого вопроса представляет большой интерес как в теоретическом аспекте в связи с проблемой апомиксиса, так и для практических целей — как одного из способов вегетативного размножения.

Проблема эмбриоидогенеза вновь возбудила интерес к некоторым вопросам, неоднократно рассматривавшимся в классической эмбриологии, и выдвинула ряд новых вопросов. К ним можно отнести, например, следующие: чем характеризуются инициальные клетки эмбриоидов (интегументальных и нуцеллярных), развивающихся в зародышевом мешке, и можно ли их сравнивать с яйцеклеткой; какие факторы индуцируют их развитие; существует ли определенная закономерность первых делений у эмбриоидов; всегда ли присутствует суспензор у эмбриоидов, каковы его строение и функция; имеются ли различия между развитием эмбриоидов в зародышевом мешке in vivo, и эмбриоидов, формирующихся в каллусе или суспензии in vitro; в чем сходство и различие половых зародышей и эмбриоидов, образованных in vivo и in vitro, и т. д.

Все перечисленные вопросы и многие другие, связанные с проблемой дифференциации эмбриоида и полового зародыша in vivo и in vitro, можно будет разрешить только при сравнительном их изучении. Оно позволит понять многие не вскрытые до сих пор особенности апомиксиса и ряда других морфофизиологических процессов.

В связи с тем что исследования по культуре клеток в аспекте проблем морфогенеза начаты совсем недавно, еще очень мало работ, в которых авторы пытались бы связать явления, происходящие в культуре in vitro и in vivo. На некоторых из них стоит остановиться.

И. Вазил и Хильдебранд (Vasil I. K., Hildebrandt, 1966б), Хациус и Лакшманан (Haccius, Lakshmanan, 1969) впервые открыли дискуссию по терминологии процессов in vivo и in vitro. Так, долгое время оставался спорным вопрос о том, что следует понимать под термином «эмбриоид». Хациус (Haccius, 1965а, б), Вазил и Хильдебрандт (Vasil, Hildebrandt, 1966б) впервые указали, что этот термин применим также к зародышам, развивающимся из клеток нуцеллуса и интегументов, поскольку по своему генезису они сходны с эмбриоидами, полученными из соматических клеток in vitro. При этом Хациус высказала предположение, что нуцеллярные и интегументальные эмбриоиды in vivo образуются не только непосредственно из одной клетки нуцеллуса или интегумента, как было впервые показано М. С. Яковлевым (1957) для цитрусовых, но и другим путем — через пролиферирующий эмбриональный клеточный комплекс, возникающий из клеток этих структур зародышевого мешка. Впоследствии это было подтверждено другими исследователями (Halperin, 1970). Как мы полагаем, инициации эмбриоидов in vivo предшествует образование первой критической массы подобно тому, как это часто происходит в культуре при формировании эмбриоидов через ЭКК.

Однако в работе Хациус не рассмотрены первые этапы развития этих эмбриоидов, не затронуты вопросы, касающиеся дифференциации инициальных клеток, что является несомненно важным для понимания дифференциации эмбриоидов in vivo и in vitro.

Хациус и Лакшманан (1969) впервые указали на сходство и различие эмбриоидов и почек в культуре. Они показали, что эмбриоид — биполярная структура, имеющая стеблевой и корневой апексы, с самых первых этапов развития никогда не бывает связана с материнской проводящей системой. Почка — монополярная структура, возникшая на каллусе или из ЭКК в суспензии и всегда связанная с сосудистой тканью эксплантата. По мнению авторов, эмбриоиды возникают из дезорганизованных эпидермальных и субэпидермальных слоев, а почки и корни — из организованных тканей центрального цилиндра культивируемого сегмента гипокотиля. Эти наблюдения они сделали на сегментах гипокотиля *Linum usitatissimum*. Образование почек в декапитированных проростках, как указывают некоторые авторы (Bain, 1940; Link, Eggers, 1946), также не связано с гистологической дезорганизацией окружающих тканей.

Остался нерешенным вопрос о так называемых «листовых зародышах» у *Begonia* и *Bryophyllum*, которые Вазил и Хильдебрандт относят к эмбриоидам, а Хациус — к почкам, предназначенным для вегетативного размножения. Это явление заслуживает особого внимания и специального рассмотрения. Однако необходимо отметить, что подобные структуры, наблюдавшиеся у некоторых видов бегонии и бриофиллума, следует отнести, как мы полагаем, к двум различным типам морфогенеза.

Значительный интерес представляет сравнительное изучение «моноэмбриональной полиэмбрионии» (расщепленная полиэмбриония), наблюдающейся in vivo у некоторых половых зародышей, и образования эмбриоидов из эмбриональных клеточных комплексов in vitro (Haccius, 1973; Haccius, Bhandari, 1975). Хациус и Лакшманан (1969) считают, что расщепленная полиэмбриония — примитивный признак, который имеет место как у голосеменных и примитивных покрытосеменных, так и в случае эмбриоидогенеза in vitro. Они отмечают также, что эмбриоидогенезу как in vivo, так и in vitro свойственна замедленная дифференциация. На этом основании авторы приходят к выводу, что при эмбриоидогенезе наблюдается регрессия до филогенетически более древнего характера развития, который был отброшен большинством зиготических зародышей.

Исследования, проведенные Хациус и другими авторами, показывают, что при изучении процессов дифференциации зародышей и эмбриоидов in vivo следует рассматривать многие вопросы в аспекте данных, полученных для развития зародышей и эмбриоидов in vitro. Так, Хациус (Haccius, 1969), воздействуя на извлеченный недифференцированный половой зародыш *Eranthis hiemalis* известными морфоактинами и морфорегуляторами, показала, что дифференциация зародыша in vivo может быть понята в результате сравнения с развитием этого же зародыша in vitro.

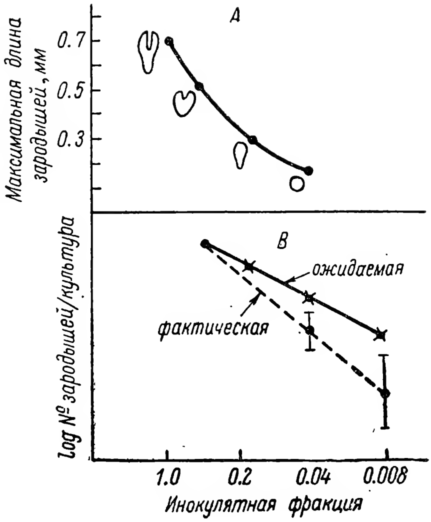


Рис. 2. Влияние плотности популяции на эмбриоидогенез (эмбриогенез — Halperin, 1967) в клеточных культурах моркови.

А — изменение размера и стадии развития эмбриоида (зародыша — Halperin) в зависимости от разбавления суспензии; *В* — влияние плотности популяции на жизнеспособность эмбриогенных многоклеточных единиц в инокуляте.

Несмотря на то что некоторые данные по эмбриоидогенезу in vitro не всегда могут быть сопоставлены с ситуацией, происходящей в зародышевом мешке, они представляют интерес для понимания морфогенеза in vivo и in vitro. Иллюстрацией этого являются данные Гальперина (Halperin, 1967) по влиянию плотности популяции клеток на эмбриоидогенез в клеточных культурах. Им было установлено, что существует определенная корреляция между степенью дифференциации эмбриоида и степенью разбавления инокулята (рис. 2). Можно предположить, что неудачи в выращивании недифференцированных половых зародышей частично обусловлены эффектом разбавления.

Создание экспериментальных систем, которые давали бы воспроизводимые количественные результаты при строго определенных культуральных условиях, — одна из важнейших задач при решении проблем морфогенеза in vivo и in vitro.

Как отмечалось выше, удобной моделью для изучения тонких особенностей цитодифференцировки и других морфогенетических процессов является культура растительных клеток, тканей и органов. Применение этого экспериментального метода открывает новые перспективы в познании онтогенеза растения.

Авторы приносят глубокую благодарность за ценные советы и замечания В. А. Поддубной-Арнольди, Р. Г. Бутенко, Н. Д. Дмитриевой и М. Д. Иоффе.

ЛИТЕРАТУРА

Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — Бутенко Р. Г. (1970). Тотипотентность растительной клетки и культура тканей. Тр. I Всес. конф. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». М., с. 84—92. — (Бутенко Р. Г.). Butenko R. G. (1971). Cell differentiation in tobacco tissue culture. In: Les cultures de tissus de plantes. Colloq. Int. C. N. R. S., 193, p. 155—162. — Бутенко Р. Г. (1974). Экспериментальный морфогенез в культуре клеток растений. Тез. докл. V Всес. совещания эмбриологов. Л., 1975, с. 24—25. — Бутенко Р. Г. (1975а). Дифференцировка и морфогенез в культуре тканей, клеток и протопластов. В кн.: Биология развития растений. М., с. 48—65. — Бутенко Р. Г. (1975б). Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. — Бутенко Р. Г., И. В. Грушвицкий, Л. И. Слепян. (1968). Органогенез и соматический эмбриогенез в культуре тканей женьшеня и других представителей рода *Panax* L. Бот. ж., 53, 7. — Бутенко Р. Г., А. М. Смирнов. (1967). Некоторые итоги и перспективы работ по культуре изолированных органов, тканей и клеток растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Бутенко Р. Г., З. М. Яковлева. (1962). Контролируемый органогенез и регенерация целого растения в культуре недифференцированной растительной ткани. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Бутенко Р. Г., З. М. Яковлева. (1967). Изменения тонкой структуры клеток сердцевинной паренхимы стебля табака при дифференцировке в культуре in vitro. Матер. II Всес. симпоз. по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Киев. — Бычкова Г. С., Р. Г. Бутенко. (1974). Действие ауксина и кинетина на митотический цикл частично синхронизированной популяции клеток женьшеня настоящего (*Panax ginseng* C. A. Mey.). ДАН СССР, 217, 2. — Гамбург К. З. (1970). Фитогормоны и клетки. — Данилина А. Н. (1970). Особенности соматического эмбриогенеза в культуре ткани моркови. Тр. I Всес. конф. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». М., с. 112—118. — (Данилина А. Н.). Danilina A. N. (1972). Morphogenesis in tissue cultures of *Daucus carota*. Phytomorphology, 22, 2. — Короткова Г. П. (1970). Регенерация и соматический эмбриогенез в растительном и животном мире. Тр. I Всес. конф. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». М., с. 92—97. — Кулаева О. Н. (1973). Цитокинины, их структура и функция. — Михайлов О. Ф. (1973). Регенерационные свойства и способность к соматическому эмбриогенезу семян покрытосеменных растений. Автореф. докт. дисс. Днепропетровск. — Навашин М. С., Е. Н. Герасимова-Навашина, М. С. Яковлев. (1952). О роли неклеточного живого вещества в процессе воспроизведения у растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 5. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений.— Синнот Э. В. (1963). Морфогенез растений. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Токин Б. П. (1959). Регенерация и соматический эмбриогенез.— Токин Б. П. (1969). Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация. Журн. общ. биол., 30, 1. — Шамина З. Б. (1970). Генетика и цитология культуры ткани и растений-регенератов. Тр. I Всес. конф. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». М., с. 129—135. — Яковлев М. С. (1957). Основные типы полиэмбрионии у высших растений. Тр. Бот. инст., 7, 4. — Ammirato P. V., F. C. Steward. (1971). Some effects of environment on the development of embryos from cultured free cells. Bot. Gaz., 132, 2. — Backs-Hüsemann D., J. Reinert. (1970). Embryobildung durch isolierte Einzellen aus Gewebekulturen von *Daucus carota*. Protoplasma, 70, 1. — Bain H. F. (1940). Origin of adventitious shoots in decapitated cranberry seedlings. Bot. Gaz., 101, 4. — Ball E., P. C. Joshi. (1965). Observations on individual callus cells of *Nicotiana tabacum* in liquid culture. Bot. Gaz., 126, 4. — Ball E., P. C. Joshi. (1966). Adventive embryos in a callus culture of *Didiscus coerulea*. Amer. J. Bot., 53, 6 (2). — Bergmann L. (1959). A new technique for isolating and cloning single cells of higher plants. Nature, 184, 4686. — Blakely L. M., F. C. Steward. (1964). Growth and organized development of cultured cells. VII. Cellular variation. Amer. J. Bot., 51, 8. — Borthwick H. A. (1931). Development of the macrogametophyte and embryo of *Daucus carota*. Bot. Gaz., 92. — Braun A. C. (1959). A demonstration of the crown-gall tumor cell with the use of complex tumors of single-cell origin. Proc. Nat. Acad. Sci. US, 45, 7. — Button J., J. Kochba, C. H. Bornman. (1974). Fine structure of and embryoid development from embryogenic ovular callus of «Shamouti» orange (*Citrus sinensis* Osb.). J. Exper. Bot., 25, 85.— Errera L. (1888). Über zellformen und Seifenblasen. Bot. Centralbl., 34. — Fosket D. E. (1968). Cell division and the differentiation of wound-vessel members in cultured stem segments of *Coleus*. Proc. Nat. Acad. Sci. US, 59, 4. — Gamborg O. L., F. Constabel, R. A. Miller. (1970). Embryogenesis and production of albino plants from cell cultures of *Bromus inermis*. Planta, 95, 4. — Gautherét R. J. (1932). Sur la culture d'extrémités de racines. C. R. Soc. biol., 109, 14. — Gibbs J. L., D. K. Dougall. (1963). Growth of single plant cells. Science, 141, 3585. — Gould A. R., H. E. Street. (1975). Kinetic aspects of synchrony in suspension cultures of *Acer pseudoplatanus* L. J. Cell Sci., 17, 2. — Haberlandt G. (1902). Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math. nat. K 1, III, p. 69—92. — Haccius B. (1965a). Weitere Untersuchungen über Somatogenese aus den Suspensorenzellen von *Eranthis hiemalis* — Embryonen. Planta, 64, 3. — Haccius B. (1965б). Haben «Gewebekulturen — Embryonen» einen Suspensor? Ber. Deutsch. bot. Ges., 78, 11. — Haccius B. (1969). 8. Anomalien der pflanzlichen Embryogenese nach Einwirkung von 2,4-D, TIBA und Morphaktinen, ein Vergleich. Deutsch. bot. Ges., Neue Folge, 3. — Haccius B. (1973). Les premièrs stades des embryons végétaux zygotiques et somatiques sont-ils différents ou non? Bull. Soc. bot. France. Mémoires, p. 201—206. — Haccius B., N. N. Bhandari. (1975). Delayed histogen differentiation as a common primitive character in all types of non-zygotic embryos. Phytomorphology, 25, 1. — Haccius B., K. K. Lakshmanan. (1969). Adventiv Embryonen—Embryoide—Adventiv Knospen. Ein Beitrag zur Klärung der Begriffe. Osterr. Bot. Zeitung, 116, 1—5. — Hackett W. P., J. M. Anderson. (1967). Aseptic multiplication and maintenance of differentiated

carnation shoot tissue derived from shoot apices. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 90. — Halperin W. (1964). Morphogenetic studies with partially synchronized cultures of carrot embryos. Science, 146, 3642. — Halperin W. (1966a). Single cells, coconut milk and embryogenesis in vitro. Science, 153, 3741. — Halperin W. (1966б). Alternative morphogenetic events in cell suspensions. Amer. J. Bot., 53, 5. — Halperin W. (1967). Population density effects on embryogenesis in carrot cell cultures. Exper. Cell Res., 48, 1. — Halperin W. (1969). Morphogenesis in cell cultures. Ann. Rev. Plant Physiol., 20. — Halperin W. (1970). Embryos from somatic plant cells. In: Control Mechanisms in the Expression of cellular Phenotypes. Symp. Int. Soc. Cell Biol., 9. — Halperin W. (1973). The use of cultured tissue in studying developmental problems. Canad. J. Bot., 51, 10. — Halperin W., W. A. Jensen. (1967). Ultrastructural changes during growth and embryogenesis in carrot cell cultures. J. Ultrastruct. Res., 18, 3/4. — Halperin W., D. F. Wetherell. (1964). Adventive embryony in tissue cultures of the wild carrot *Daucus carota*. Amer. J. Bot., 51, 3. — Handro W., P. S. Rao, H. Harada. (1972). Contrôle hormonal de la formation de cals, bourgeons, racines et embryons sur des explantats de feuilles et de tiges de *Petunia* cultivés in vitro. C. R. Acad. Sci., D, 275, 25. — Heszky L. (1973). Investigation at the early stage of embryogenesis into the development of the adventive embryo organized from a cell of the callus tissue in *Daucus carota* L. Acta bot. Acad. Sci. Hung., 18, 3—4. — Hildebrandt A. C. (1970). Growth and differentiation of plant cell cultures. In: Control Mechanisms in the Expression of Cellular Phenotypes. Symp. Int. Soc. Cell Biol., 9, p. 147—167. — Hildebrandt A. C., A. J. Riker. (1958). Viruses and single cell clones in plant tissue culture. Federat. Proc., 17, 4. — Hirth L., G. Lebeurier. (1965). Remarques sur la sensibilité des cellules des cultures de tissus de tabac a l'infection par le virus de la mosaique du tabac ou son acide ribonucleique. Rev. gén. bot., 72, 848. — Homès J. L. A., M. Guillaume. (1967). Phénomènes d'organogenèse dans les cultures in vitro de tissus de carotte (*Daucus carota* L.). Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 100, 2. — Johansen D. A. (1950). Plant Embryology: Embryogeny of the Spermatophyta. — Johri B. M. (1971). Embryogenesis in tissue cultures. In: Les cultures de tissus de plantes. Colloq. Int. C. N. R. S., Paris, 193, p. 269—280. — Johri B. M., C. B. Sehgal. (1963). Chemical induction of polyembryony in *Anethum graveolens* L. Naturwiss., 50, 2. — Jones L. H. (1974). Factors influencing embryogenesis in carrot cultures (*Daucus carota* L.). Ann. Bot., 38, 158. — Jones L. E., A. C. Hildebrandt, A. J. Riker, J. H. Wu. (1960). Growth of somatic tobacco cells in microculture. Amer. J. Bot., 47, 6. — Kartha K. K., O. L. Gamborg, F. Constabel. (1974). Regeneration of pea (*Pisum sativum* L.) plants from apical meristems. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 72, 2. — Kato H. (1968). The serial observations of the adventive embryogenesis in the microculture of carrot tissue. Sci. Papers College Gen. Education. Univ. Tokyo, 18, 2. — Kato H., M. Takeuchi. (1963). Morphogenesis in vitro starting from single cells of carrot root. Plant Cell Physiol., 4, 2. — Kato H., M. Takeuchi. (1966). Embryogenesis from the epidermal cells of carrot hypocotyl. Sci. Papers College Gen. Education. Univ. Tokyo, 16, 2. Kohlenbach H. W. (1965). Über organisierte Bildungen aus *Macleaya cordata* Kallus. Planta, 64, 1. — Kohlenbach H. W., H. Lang, B. Schmidt. (1975). Morphogenesis of isolated leaf cells. XII Intern. Bot. Congr. Abstracts, 297. — Konar R. N. (1967/1968). Single cell culture and morphogenesis (Review). Portug. acta biol. A, 10, 1—2. — Konar R. N., K. Nataraja. (1964). In vitro control of floral morphogenesis in *Ranunculus sceleratus* L. Phytomorphology, 14, 4. — Konar R. N., K. Nataraja. (1965a). Experimental studies in *Ranunculus sceleratus* L. Plantlets from freely suspended cells and cell groups. Phytomorphology, 15, 2. — Konar R. N., K. Nataraja. (1965б). Experimental studies in *Ranunculus sceleratus* L. Development of embryos from the stem epidermis. Phytomorphology, 15, 2. — Konar R. N., Y. P. Oberoi. (1965). In vitro development of embryoids on the cotyledons of *Biota orientalis*. Phytomorphology, 15, 2. — Konar R. N., E. Thomas, H. E. Street. (1972a). The diversity of morphogenesis in suspension cultures of *Atropa belladonna*. Ann. Bot., 36, 145. — Konar R. N., E. Thomas, H. E. Street. (1972б). Origin and structure of embryoids arising from epidermal cells of the stem of *Ranunculus sceleratus* L. J. Cell Sci., 11. — Link G. K., V. Eggers. (1946). Mode, site, and time of initiation of hypocotyledonary bud primordia in *Linum usitatissimum* L. Bot. Gaz., 107, 4. — Maekawa F., M. Takeuchi, H. Kato. (1963). Embryogenesis in vitro. J. Jap. Bot., 38, 4. — Maheshwari P., B. Baldev. (1961). Artificial production of buds from the embryos of *Cuscuta reflexa*. Nature, 191, 4784. — Maheshwari S. C., G. R. P. Gupta. (1965). Production of adventitious embryoids in vitro from stem callus of *Foeniculum vulgare*. Planta, 67, 4. — McWilliam A. A., S. M. Smith, H. E. Street. (1974). The origin and development of embryoids in suspension cultures of carrot (*Daucus carota*). Ann. Bot., 38, 155. — Mehra A., P. N. Mehra. (1972). Differentiation in callus cultures of *Mesembryanthemum floribundum*. Phytomorphology, 22, 2. — Melchers G., U. Engelmann. (1955). Die Kultur von Pflanzengewebe on flüssigen Medium mit Dauerbelüftung. Naturwiss., 42, 20. — Mestre J. Ch., J.-L. Guignard. (1971). Embryogenie des Ombelliféres. Développment de l'embryon chez le *Daucus carota* L. C. R. Acad. Sci., D, 272, 10. — Meyer-Tenter H., J. Reinert. (1973). Correlation between rate of cell division and loss of embryogenesis in longterm tissue cultures. Protoplasma, 78, 3. — Minocha S. C., P. N. Mehra. (1974). Nutritional and morphogenetic investigations on callus cultures of *Neomammillaria prolifera*

Miller (*Cactaceae*). Amer. J. Bot., 61, 2. — Morel G. M. (1960). Producing virus-free *Cymbidiums*. Amer. Orchid. Soc. Bull., 29. — Morel G. M. (1965). La culture du meristeme caulinaire. Bull. Soc. Franç. physiol. végét., 11, 3. — Muir W. H., A. C. Hildebrandt, A. J. Riker. (1954). Plant tissue cultures produced from single isolated cells. Science, 119, 3103. — Muir W. H., A. C. Hildebrandt, A. J. Riker. (1958). The preparation, isolation and growth in culture of single cells from higher plants. Amer. J. Bot., 45, 8. — Murashige T., R. Nakano. (1967). Chromosome complement as a determinant of the morphogenetic potential of tobacco cells. Amer. J. Bot., 54, 8. — Nag K. K., B. M. Johri. (1969). Organogenesis and chromosomal constitution in embryo callus of *Nuytsia floribunda*. Phytomorphology, 19, 4. — Nakajima T. (1963). On the plant tissue culture with special reference to embryogenesis. In: Cell Differentiation and Somatic Mutation. Gamma Field Symp., 2, p. 25—53. — Nataraja K. (1975). Morphogenesis in embryonal callus of *Euphorbia pulcherrima* in vitro. Curr. Sci., 44, 4. — Nickell L. G. (1956). The continuous submerged cultivation of plant tissue as single cells. Proc. Nat. Acad. Sci. US, 42, 11. — Norrell B. (1973). Cultures de tissus végétaux et embryogenése non zygotique. Bull. Soc. bot. France. Mémoires, p. 71—97. — Northcraft R. D. (1951). The use of oxalate to produce free-living cells from carrot tissue cultures. Science, 113, 2937. — Pollard J. K., E. M. Shantz, F. C. Steward. (1961). Hexitols in coconut milk: their role in nurture of dividing cells. Plant Physiol., 36, 4. — Rangaswamy N. S. (1961). Experimental studies on female reproductive structures of *Citrus microcarpa* Bunge. Phytomorphology, 11, 1—2. — Rao P. S. (1965). In vitro induction of embryonal proliferation in *Santalum album* L. Phytomorphology, 15, 2. — Rao P. S., W. Handro, H. Harada. (1973a). Bud formation and embryo differentiation in vitro cultures of *Petunia*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 69, 1. — Rao P. S., W. Handro, H. Harada. (1973б). Hormonal control of differentiation of shoots, roots and embryo in leaf and stem cultures of *Petunia inflata* and *Petunia hybrida*. Physiol. plant., 28, 3. — Rao P. S., S. Narayanaswami. (1972). Morphogenetic investigations in callus cultures of *Tylophora indica*. Physiol. plant., 27, 2. — Rao P. S., S. Narayanaswami, B. D. Benjamin. (1970). Differentiation ex-ovulo of embryos and plantlets in stem tissue cultures of *Tylophora indica*. Physiol. plant., 23, 1. — Rao P. S., N. S. Rangaswamy. (1971). Morphogenic studies in tissue cultures of the parasite *Santalum album* L. Biol. plant., 13, 3. — Ratnamba S. P., R. N. Chopra. (1974). In vitro induction of embryoids from hypocotyls and cotyledons of *Anethum graveolens* seedlings. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 73, 5. — Reinert J. (1958). Untersuchungen über die Morphogenese an Gewebekulturen. Ber. Deutsch. bot. Ges., 71, 1. — Reinert J. (1959). Über die Kontrolle der Morphogenese und die Induktion von Adventivembryonen an Gewebekulturen aus Karotten. Planta, 53, 3. — Reinert J. (1962). Morphogenesis in plant tissue cultures. Endeavour, 21, 82. — Reinert J. (1963). Experimental modification of organogenesis in plant tissue cultures. In: Plant tissue and organ culture. Sympos. Int. Soc. Plant Morphologist, Delhi, p. 168—177. — Reinert J. (1967). Factors of embryo formation in plant tissues cultivated in vitro. In: Colloq. Nat. C. N. R. S. sur les cultures de tissus de plantes. Strasbourg, p. 33—40. — Reinert J. (1968). Morphogenese in Gewebe- und Zellkulturen. Naturwiss., 55, 4. — Reinert J. (1973). Aspects of organization — organogenesis and embryogenesis. In: Plant Tissue and Cell Culture. Ed. by H. E. Street, p. 338—355. — Reinert J., R. V. Ardenne. (1964). Abhängigkeit des Teilungswachstums isolierten Einzellen aus *Vitis vinifera*-Kulturen von benachbarten wachsenden Geweben. Zeitschr. Naturforsch., 19, 12. — Reinert J., D. Backs-Hüsemann. (1969). Gewebekulturen aus Einzellen höheren Pflanzen auf synthetischem Medium. Naturwiss., 56, 11. — Reinert J., D. Backs, M. Krosing. (1966). Faktoren der Embryogenese in Gewebekulturen aus Kulturformen von Umbelliferen. Planta, 68, 4. — Reinert J., D. Backs-Hüsemann, H. Zerban. (1971). Determination of embryo and root formation in tissue cultures from *Daucus carota*. Colloq. Int C. N. R. S., Paris, 193, p. 261—268. — Robards A. W. (1976). The structure of plasmodesmata. In: Intercellular Communication in Plants. — Sabharwal P. S. (1963). In vitro culture of ovules, nucelli and embyros of *Citrus reticulata* Blanco var. *Nagpuri*. In: Plant tissue and organ culture. Sympos. Int. Soc. Plant Morphologist, Delhi, p. 265—274. — Sachs J. (1887). Lectures on the physiology of plants. Oxford. — Sacristan M. D., G. Melchers. (1969). The caryological analysis of plants regenerated from tumorous and other callus cultures of tobacco. Molec. Gener. Genetics, 105, 4. — Sangwan R. S., H. Harada. (1975). Chemical regulation of callus growth, organogenesis, plant regeneration and somatic embryogenesis in *Antirrhinum majus* tissue and cell cultures. J. Exper. Bot., 26, 95. — Satsangi A., H. Y. Mohan Ram. (1965). A continuosly growing tissue culture from the mature endosperm of *Ricinus communis* L., Phytomorphology, 15, 1. — Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. — Sethi M., N. S. Rangaswamy. (1976). Endosperm embryoids in cultures of *Nigella damascena*. Curr. Sci., 45, 3. — Sheridan W. F. (1968). Tissue culture of the monocot *Lilium*. Planta, 82, 2. — Sievert R. C., A. C. Hildebrandt. (1965). Variations within single cell clones of tobacco tissue cultures. Amer. J. Bot., 52, 7. — Skoog F. (1971). Aspects of growth factor interaction in morphogenesis of tobacco tissue cultures. In: Les cultures de tissus de plantes. Colloq. Int. C. N. R. S. Paris, 193, p. 115—136. — Skoog F., C. O. Miller. (1957). Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured in vitro. Sympos. Soc. Exper. Biol., 11, p. 119—131. — Smith H. H. (1974). Model systems for somatic cell plant genetics. Bioscience, 24, 5. — Smith S. M., H. E. Street. (1974). The decline of embryogenic potential as callus and suspension cultures of carrot (*Daucus carota* L.) are serially subcultured. Ann. Bot., 38, 155. — Staritsky G. (1970). Embryoid formation in callus tissues of coffee. Acta Bot. Neerlandica, 19, 4. — Steward F. C. (1958). Growth and organized development of cultured cells. III. Interpretation of the growth from free cells to carrot plants. Amer. J. Bot., 45, 10. — Steward F. C., P. V. Ammirato, M. O. Mapes. (1970). Growth and development of totipotent cells: some problems, procedures and perspectives. Ann. Bot., 34, 137. — Steward F. C., M. O. Mapes. (1971). Morphogenesis and plant propagation in aseptic cultures of *Asparagus*. Bot. Gaz., 132, 1. — Steward F. C., M. O. Mapes, A. E. Kent, R. D. Holsten. (1964). Growth and development of cultured cells. Science, 143, 3601. — Steward F. C., M. O. Mapes, K. Mears. (1958). Growth and organized development of cultured cells. II. Organization in cultures grown from freely suspended cells. Amer. J. Bot., 45, 10. — Steward F. C., H. Y. Mohan Ram. (1961). Determining factors in cell growth — some implications for morphogenesis in plants. Adv. Morphogenesis, 1. — Steward F. C., E. M. Shantz, J. K. Pollard, M. O. Mapes, J. Mitra. (1961). Growth induction in explanted cells and tissues; metabolic and morphogenetic manifestations. In: Synthesis of Molecular and Cellular Structure, p. 193—246. — Stoutemeyer V. T., O. K. Britt. (1965). The behavior of tissue cultures from English and Algerian ivy in different growth phases. Amer. J. Bot., 52, 8. — Street H. E., L. A. Withers. (1974). The anatomy of embryogenesis in culture. Proceed. III Int. Congress Plant Tissue and Cell Culture. Leicester, p. 71—100. — Szweykowska A. (1974). The role of cytokinins in the control of cell growth and differentiation in culture. Proceed III Int. Congress Plant Tissue and Cell Culture. Leicester, p. 461—476. — Thomas E., R. N. Konar, H. E. Street. (1972). The fine structure of the embryogenic callus of *Ranunculus sceleratus* L. J. Cell Science, 11. — Thomas E., H. E. Street. (1970). Organogenesis in cell suspension cultures of *Atropa belladonna* L. and *Atropa belladonna* cultivar *lutea* Döll. Ann. Bot., 34, 136. — Thorpe T. A., D. D. Meier. (1972). Starch metabolism, respiration and shoot formation in tobacco callus cultures. Physiol. plant., 27, 3. — Torrey J. G. (1957). Cell division in isolated single plant cells in vitro. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 43, 10. — Torrey J. G. (1966). The initiation of organized development in plants. Adv. Morphogenesis, 5. — Torrey J. G. (1967). Morphogenesis in relation to chromosomal constitution in long-term plant tissue cultures. Physiol. plant., 20, 2. — Torrey J. G., D. E. Fosket. (1970). Cell division in relation to cytodifferentiation in cultured pea root segments. Amer. J. Bot., 57, 9. — Van Staden J. (1976). The identification of zeatin glucoside from coconut milk. Physiol. plant., 36, 2. — Vasil I. K., A. C. Hildebrandt. (1966a). Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures. II. *Petroselinum hortense*. Amer. J. Bot., 53, 9. — Vasil I. K., A. C. Hildebrandt. (1966б). Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures. I. *Cichorium endivia*. Amer. J. Bot., 53, 9. — Vasil V., A. C. Hildebrandt. (1965a). Growth and tissue formation from single isolated tobacco cells in microculture. Science, 147, 3664. — Vasil V., A. C. Hildebrandt. (1965б). Differentiation of tobacco plants from single isolated cells in microculture. Science, 150, 3698. — Vöchting H. (1892). Über Transplantation am Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie. — Vöchting H. (1906). Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Zeitung, 64. — Wadhi M., H. Y. Mohan Ram. (1964). Morphogenesis in the leaf callus of *Kalanchoë pinnata* Pers. Phyton, 21, 2. — Walkey D. G. A., J. M. G. Woolfitt. (1968). Clonal multiplication of *Nicotiana rustica* L. from shoot meristems in culture. Nature, 220, 5174. — Wardlaw C. W. (1955). Embryogenesis in Plants. — Wardlaw C. W. (1968). Morphogenesis in Plants. — Wetherell D. F. (1969). Phytochrome in cultured wild carrot tissue. I. Synthesis. Plant Physiol., 44, 12. — Wetherell D. F., W. L. Koukkari. (1967). High phytochrome levels in cultured tissue of the wild carrot *Daucus carota*. Plant Physiol., 42, 2. — White Ph. R. (1934). Potentially unlimited growth of excised tomato root tips in a liquid medium. Plant Physiol., 9, 3. — Wilmar C., M. Hellendoorn. (1968). Growth and morphogenesis of *Asparagus* cells cultured in vitro. Nature, 217, 5126. — Wimber D. E. (1963). Clonal multiplication of *Cymbidium* through tissue culture of the shoot meristem. Amer. Orchid. Soc. Bull., 32. — Wochok Z. S. (1973). Microtubules and multivesicular bodies in cultured tissues of wild carrot: changes during transition from the undifferentiated to the embryonic condition. Cytobios, 7, 26—27. — Wright K., D. H. Northcote. (1973). Differences in ploidy and degree of intercellular contact in differentiating and non-differentiating sycamore calluses. J. Cell Sci., 12, 1. — Yeoman M. M. (1974). Division synchrony in cultured cells. Proceed. III Intern. Congress Plant Tissue and Cell Culture. Leicester, p. 1—17.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VIII 1976.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 581.9

ПАМЯТИ МИХАИЛА АНДРЕЕВИЧА РЕЩИКОВА (1911—1975)

V. N. SIPLIVINSKY. IN MEMORIAM MIKHAIL ANDREEVICH RESHCHIKOV (1911—1975)

7 сентября 1975 года в Улан-Удэ в возрасте 63 лет умер Михаил Андреевич Рещиков, член Всесоюзного Ботанического общества с 1954 г., кандидат биологических наук, исследователь степной растительности Забайкалья, учитель многих педагогов Бурятии, кавалер орденов Красной Звезды и Отечественной Войны II степени.

М. А. родился 25 октября (7 ноября) 1911 г. в г. Кяхте. С раннего детства у М. А. пробудилась любовь к природе забайкальских степей. Этому немало способствовали положение Кяхты на границе степных ландшафтов северной Монголии и южного Забайкалья, а также наличие прекрасного по полноте коллекций и постановке дела Кяхтинского музея, с одним из сотрудников которого, Петром Саввичем Михно (1867—1937), М. А. в детские годы дружил, участвуя в его ботанических экскурсиях.

Окончив в 1928 г. Кяхтинскую среднюю школу, М. А. начал трудовую деятельность, принимал участие в ликвидации неграмотности. В 1936 г. он поступил в Иркутский университет, откуда через год перешел в Пермский университет, который и окончил в июле 1941 г., получив специальность «ботаника с уклоном геоботаники». Около года М. А. работал начальником агрометстанции I разряда в Славгороде Алтайского края и начальником отдела агрометслужбы в Иркутске. В марте 1942 г. М. А. был призван в армию, участвовал в войне с Германией и Японией.

В апреле 1946 г. М. А. стал младшим научным сотрудником Иркутского противочумного института с районом полевых работ в Борзинских степях, на юге Читинской области. В октябре 1946 г. М. А. принял приглашение занять должность заведующего музеем в Институте акклиматизации и гибридизации животных в Аскания-Нова. Здесь он исследовал южнорусские степи, усваивая методы И. К. Пачоского, В. В. Алехина, С. И. Коржинского и других классиков степной геоботаники. В июле 1950 г. М. А. возвратился в Сибирь, имея полное представление о том, что и как надо делать для изучения степей Забайкалья.

Работая младшим научным сотрудником Восточно-Сибирского филиала АН СССР (Иркутск), М. А. приступил к планомерному исследованию степной растительности западнее и восточнее южной части Байкала. С осени 1954 г., не прерывая работы в филиале, М. А. преподавал ботанические дисциплины в Иркутском сельскохозяйственном институте; в октябре 1956 г. ему присваивают звание доцента. Все эти годы он продолжал исследования степных районов Иркутской и Читинской областей и Бурятской АССР. В 1962—1964 и в 1966—1971 гг. М. А. заведовал кафедрой ботаники Бурятского педагогического института им. Доржи Банзарова, а с 1964 по 1966 там же был проректором по научной работе. Затем М. А. был доцентом кафедры, работая до последних дней своей жизни. Тяжело страдая диабетом, он не прерывал полевых исследований ни на один год.

Научные интересы М. А. были связаны со степной растительностью Забайкалья. Он изучал видовой состав степей и стремился, исходя из особенностей современного распространения видов (прежде всего эдификаторов), узнать историю исследуемых формаций. Как первые (1952, 1954), так и последние (1972, 1975) публикации М. А. посвящены распространению степных растений; в них на оригинальном флористическом материале рассматриваются отдаленные географические связи между забайкальскими степями. Такому подходу весьма способствовало то, что М. А. был вдумчивым флористом, им сделано немало флористических находок в Забайкалье — *Stipa klementzii* Roshev., *S. gobica* Roshev., *S. joannis* Čelak., *Daphne altaica* Pall. и много других. М. А. исследовал мозаичность растительного покрова отдельных степных котловин (1957, 1962, 1964), с особой тщательностью вычерчивая высотные и экологические профили и подробно разрабатывая к ним легенды. Он любил рисовать во время экспедиций, и поэтому его работы насыщены иллюстративным материалом.

М. А. стремился поставить исследование степной растительности на прочную картографическую основу, добиваясь четкого понимания изучаемых явлений в пространстве. Им составлено множество карт, из коих лишь незначительная часть опубликована, да и те являются бледными копиями подлинников. М. А. вычертил среднемасштабные карты каждого из степных районов Бурятии и почти каждого степного района Читинской обл., включая подробные пояснительные тексты к ним. Множество карт крупного масштаба М. А. вычертил в процессе полевых исследований, значительный картографический материал приложен к его монографии «Степи юго-восточного Забайкалья», подготовленной к печати еще в 1965 г., но так и не опубликованной; многие материалы в разной степени готовности остались в семье М. А. Хочется надеяться, что все эти материалы, как и рукописи и гербарий М. А., которые он за отсутствием места на кафедре хранил дома, не затеряются бесследно и будут переданы наследниками в хранилища.

В геоботанических исследованиях М. А. всегда предусматривал практическую сторону проблемы; так, полевые выезды нередко имели целью выполнение заданий планирующих или сельскохозяйственных организаций. В научных отчетах и публикациях М. А. всегда отводил много места вопросам рационального использования растительного покрова степей, изыскания и комплексного освоения сырьевых ресурсов (1959), а также актуальным проблемам борьбы с эрозией и восстановления степных сообществ, нарушенных неумеренным выпасом (1964, 1971).

М. А. читал курсы «Систематика растений» и «География растений», вел практические занятия по ботанике и спецпрактикум по краеведению с будущими педагогами. Он стремился в лекциях и личных контактах привить студентам любовь к природе родного края, интерес к самостоятельному ведению научных и краеведческих исследований, не жалел времени для редактирования первых литературных опытов молодежи. Студенты обычно были активными помощниками в его полевых исследованиях.

Отсутствие многих ботанических пособий по Восточной Сибири, до сих пор затрудняющих преподавание ботаники и других природоведческих дисциплин, побудило М. А. подготовить некоторые из них.

В 1962 г. совместно с коллегами по кафедре М. А. составил для студентов Иркутского сельскохозяйственного института рукописный «Определитель растений Иркутской области», в котором ему принадлежат ключи для определения и характеристики видов десяти семейств.

М. А. был организатором и бессменным председателем Бурятского отделения Всесоюзного Ботанического общества. Он более 20 раз выступал с докладами на научных совещаниях по вопросам хозяйственного использования производительных сил Бурятии и Сибири; постоянно консультировал практических и научных работников Забайкалья, рецензировал и редактировал их работы, оказывал помощь планирующим организациям Бурятии в вопросах использования природных растительных ресурсов, охраны природы, озеленения населенных пунктов. Он много лет состоял членом Президиума Совета по народному образованию при Министерстве просвещения Бурятской АССР, был членом Восточно-Сибирского совета по планированию и координации научных исследований в области естественных и технических наук.

В личном общении М. А. был неизменно внимательным и доброжелательным человеком, всегда готовым предложить посильную помощь или дать совет. В памяти тех, кто его знал, М. А. Рещиков остался честным и скромным тружеником науки, достойным глубокого уважения.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ М. А. РЕЩИКОВА

1952. Новые находки ковылей в Забайкалье. Бот. ж., 37, 6, с. 861—862.

1954. О нахождении ассоциации с эдификатором *Stipa klementzii* Roshev. в юго-восточном Забайкалье. Бот. ж., 39, 4, с. 588—591.

Степи и луга южных аймаков БМ АССР. Матер. по изуч. произв. сил Бурят-Монгольской АССР, 1. Улан-Удэ, с. 413—425.

Степи юго-восточного Забайкалья. Автореф. канд. дисс. Л., 20 с.

1957. Очерк растительности Кижингинского аймака БМ АССР. Матер. по изуч. произв. сил Бурят-Монгольской АССР, 3. Улан-Удэ, с. 605—616.

1958. Краткий очерк растительности Бурят-Монгольской АССР. Улан-Удэ, 96 с.

О некоторых характерных жизненных формах степей Бурятской АССР. Изв. Иркутск. с.-х. инст., 9 (агрономический факультет), с. 133—138.

1959. Итоги исследования и пути использования растительности Бурятской АССР. Матер. Бурятск. региональн. совещ. по развитию произв. сил Вост. Сибири. Улан-Удэ, с. 3—19.

1961. Методическая разработка и программа курса «География растений» для заочников-охотоведов. Иркутск, 24 с.

Степи западного Забайкалья. Тр. Вост.-Сиб. фил. СО АН СССР, 34, сер. биол. М., 174 с.

1962. Заметки о растительности Торской котловины. Изв. Иркутск с.-х. инст., 21, с. 3—27. (Совместно с М. П. Тарасовым).

1963. Из истории исследования растительности Предбайкалья и Забайкалья. Учен. зап. Бурятск. пед. инст., 26 (на титуле — 25). Улан-Удэ, с. 67—79.

1964. Дигрессия растительного покрова под влиянием выпаса скота на песчаных почвах. В кн.: Эрозия почв в Бурятской АССР и организация борьбы с ней. (Матер. I научн.-производ. конф. по эрозии почв в Бурятской АССР. 26—28 марта 1963 г.). Улан-Удэ, с. 254—259.

Заметки о растительности Мондинской котловины Восточных Саян. В кн.: Вопросы биологии кормовых растений Бурятии. Улан-Удэ, с. 138—151.

1965. Растительность (Предбайкалья и Забайкалья). В кн.: Предбайкалье и Забайкалье. М., с. 254—274. (Совместно с Н. В. Дылисом и Л. И. Малышевым).

1968. Заметки о растительности Баргузинской долины и ее происхождении. Научн. чтения памяти М. Г. Попова, II. Иркутск, с. 61—82. (Совместно с К. М. Богдановой).

1970. Степи юго-восточного Забайкалья и их происхождение. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. (Матер. I научн. конф.). Чита, с. 3—7.

1971. *Ред.* Естественные пастбища Забайкалья и приемы повышения устойчивости возделываемых растений к засухе и холоду. Улан-Удэ, 320 с. (Сборник статей).

К вопросу об истории степной растительности Забайкалья и геоботаническом районировании, с. 71—82. (В том же сборнике).

1972. О некоторых новых флористических находках в Забайкалье. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей, 3. Чита, с. 25—27.

О растительности лесостепи южного Забайкалья. Там же, 4. (Матер. II научн. конф.). Чита, с. 3—6.

1973. Естественные пастбища лесостепи Забайкалья и закономерности их размещения. В кн.: Эколого-биологическая и хозяйственная характеристика степных и луговых растительных сообществ Забайкалья. (Матер. научн.-производств. конф. по лугопастбищным растениям Забайкалья, 7—9 июля 1971 г.). Улан-Удэ, с. 186—197.

Растительность лесостепи Забайкалья и охрана реликтовых растений в Бурятской АССР. В кн.: Охрана горных ландшафтов Сибири. Новосибирск, с. 232—233.

1975. О флоре лесостепи Забайкалья и ее происхождении. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей, 5. Чита, с. 4—8.

В. Н. Сипливинский.

Сибирский институт растениеводства
и селекции СО ВАСХНИЛ,
Новосибирск.

Получено 30 VI 1976.

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 581.9 : 0001.2 (798)

В. Н. Андреев

БОТАНИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ НА АЛЯСКЕ

V. N. ANDREEV. BOTANICAL OBSERVATIONS ON ALASKA

В августе 1975 г. мне совместно со специалистами по оленеводству из Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера В. А. Забродиным и А. Д. Мухачевым удалось совершить 15-ти дневную поездку по Аляске. Наша группа выезжала по плану сотрудничества в области охраны окружающей среды после соответствующей поездки группы американских ученых во главе с проф. Д. Клейном (зоолог), на Таймыр и в Якутию в 1974 г. Ответственные за нашу встречу — д-р Р. О. Скуг из службы по рыболовству и дикой природе Министерства внутренних дел США (Вашингтон), проф. Д. Клейн — руководитель объединения по изучению диких животных (Фэрбенкс), проф. Д. Люик из Института арктической билогии и Д. Хэмминг из бюро по управлению земельными фондами (Анкоридж) — организовали поездку по чрезвычайно интересному маршруту (рис. 1). Из Вашингтона мы перелетели в г. Анкоридж на берегу зал. Кука на южном побережье Аляски, побывали на отрогах хр. Чугач и в долине р. Матануска на сельскохозяйственной станции Аляскинского университета. Затем проехали по железной дороге до ст. Кентвэлл, где расположена исследовательская станция по оленеводству Аляскинского университета, откуда совершили экскурсию на гидросамолете в горные тундры центральной части Аляскинского хребта, ознакомились с Национальным парком Мак-Кинли и по трансаляскинской трассе достигли Фэрбенкса. Здесь мы посетили Аляскинский университет и подчиненные ему Объединение по изучению диких животных, Институт арктической биологии, Сельскохозяйственный институт, ферму овцебыков, гербарий, музей и т. д.

Далее на специальном самолете пролетели к р. Юкон, где ознакомились с районом пос. Пятая Миля, сделали следующую посадку в области хр. Брукса в пос. Дитрих, затем пересекли область арктического склона, посетили пос. Умиат и достигли мыса Барроу, где расположена морская арктическая научно-исследовательская лаборатория. От побережья моря Бофорта наш маршрут повернул на юг, в пос. Бетлс (на р. Алатна). Затем мы направились в г. Коцебу на берегу Чукотского моря, далее перелетели в пос. Шишмарев на п-ове Сьюард, откуда на вертолете вылетели в глубь тундры к оленеводам, далее в г. Ном, из него совершили автомобильную поездку по трассе на пос. Тейлор. Из Нома на самолете через пос. Бетел в низовьях р. Кускоквим мы вылетели на о. Нунивак в Беринговом море, где после облета острова более детально ознакомились с пос. Мекориёк. Далее пролетели снова через Бетел до Анкориджа. По всему маршруту по Аляске нас сопровождали специалисты службы по рыболовству и дикой природе во главе с проф. Д. Клейном, которые создали дружественную деловую обстановку.

Ниже остановлюсь на некоторых ботанических наблюдениях во время поездки.

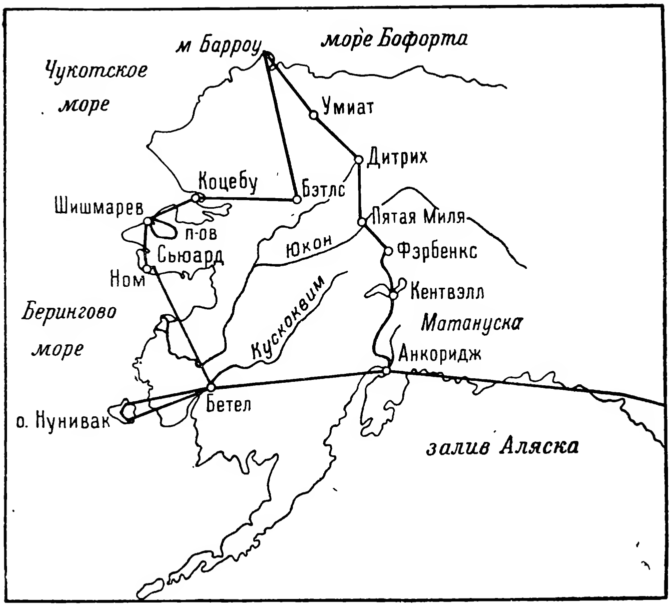


Рис. 1. Маршрут автора по Аляске.

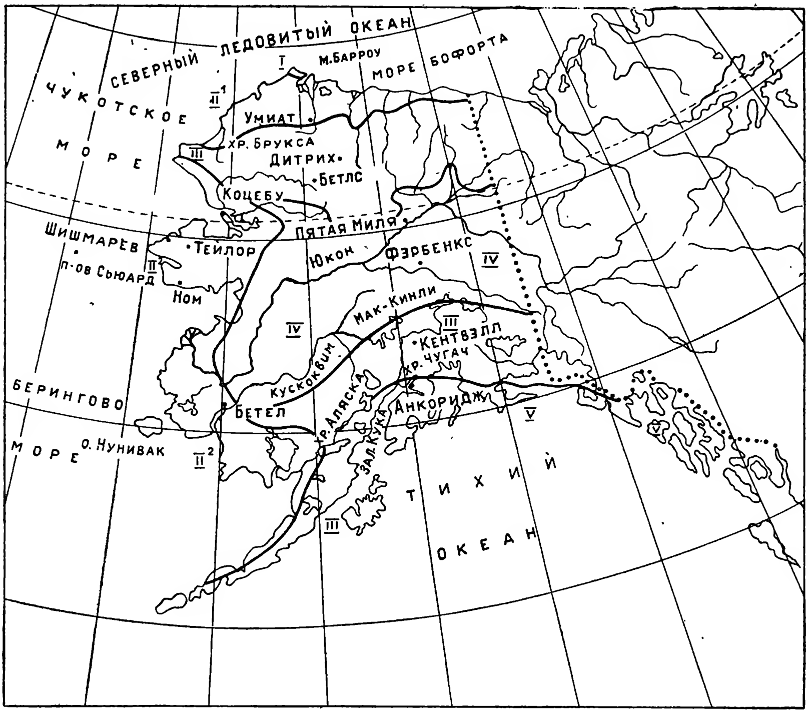


Рис. 2. Основные ботанико-географические регионы Аляски.

I — арктическая тундра; *II*^{1} — субарктическая тундра по побережью Северного Ледовитого океана; *II*^{2} — субарктическая тундра по западному побережью Аляски; *III* — районы с преобладанием горных тундр; *IV* — внутренние районы с преобладанием тайги из белой и черной ели; *V* — тихоокеанское побережье с лесами из ситхинской ели и видов тсуги.

Американские фитогеографы обычно подразделяют растительность Аляски на три региональных типа (Viereck, 1972): 1) приморские леса (тихоокеанское побережье) из *Picea sitchensis* [1] и видов *Tsuga*; 2) внутренние леса или тайга из ели (*P. glauca*, *P. mariana*) с примесью лиственных пород и включениями безлесных болот; 3) тундры, среди которых выделяют влажные (более или менее соответствующие нашим субарктическим), мокрые (приморские арктические и сильно заболоченные, субарктические) и горные с включениями ледников и снежников (рис. 2).

Лесные ландшафты занимают 40% территории Аляски (Major ecosystems of Alaska, 1973). Знакомство с ними мы начали в районе г. Анкоридж, который находится в области таежной растительности (Viereck, Little, 1975); южнее этого города на побережье зал. Кука выходит полоса приморских тихоокеанских лесов. Вдоль берегов северной части зал. Кука и по долине р. Матануска на плоских заболоченных равнинах чередуются леса из черной ели *P. mariana* с торфяными и травяными болотами. В более сухих местообитаниях на равнинах с расчлененным рельефом и в предгорьях расположены леса из белой ели *P. glauca* (рис. 3). Эти два вида ели представляют собой основные эдификаторы аляскинской и северноканадской тайги; они распространены на всем протяжении таежной зоны и образуют полярную границу лесов. У них имеются существенные различия в экологии. Черная ель менее требовательна к почвам, развиваясь на заболоченных равнинах, нередко с торфянистыми мерзлотными почвами. Часто образует бордюры вокруг термокарстовых озер на заболоченных террасах. Выше по склонам, где улучшен дренаж и глубже залегает мерзлота, черная ель сменяется белой. Обычными спутниками черной ели являются *Cassandra calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Spiraea beauverdiana*, осоки, хвощи, в северной тайге — *Betula exilis*. В долине р. Юкон у пос. Пятая Миля черная ель образует редкостойные леса (сомкнутость крон 0.3—0.4) с болотными эрикоидными кустарничками, гипновыми и сфагновыми мхами. В Национальном парке Мак-Кинли в предгорной лесотундре черная ель образует редколесья и редины с кустарниковыми ивами и ерником. В долинах хр. Брукса она как бы наслаивается на заболоченные кустарничковые зеленомошно-сфагновые тундры. В нашей стране нет древесной породы с подобной экологией. Часть местообитаний, соответствующих экологии черной ели, на Северо-Востоке СССР занята даурской лиственницей, но бо́льшая часть остается, по-видимому, безлесной, занятой болотными кустарниковыми группировками. Весьма перспективно более детальное изучение экологических ниш, пригодных для этой породы, и проведение опытов ее акклиматизации в СССР.

Экологический ареал белой ели более широкий, он сдвинут в сторону местообитаний с более благоприятным гидротермическим режимом и более богатыми почвами. Набор сообществ белой ели здесь разнообразнее. Очевидно, за исключением наиболее заболоченных территорий, она занимает на равнинах почти все пригодные для леса местообитания, заходит также в горные районы и широко расселена в лесотундре. Особенно широко представлены в центральных районах тайги, в бассейнах Юкона и Кускоквима, группы зеленомошных, кустарниковых, травяных и кустистолишайниковых ельников. Обычными спутниками белой ели являются: *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Cornus suecica*, *C. canadensis*, а в горных и притундровых районах — *Alnus crispa* s. l. (*A. fruticosa*), *Salix alaxensis* и *S. pulchra*. К северу от Фэрбенкса по возвышенностям увалов встречаются небольшие островки редкостойных белоеловых лесов с кустистыми лишайниками (сомкнутость крон ели 0.4—0.5, покрытие лишайниками 40—50%). К северу от пос. Пятая Миля на Юконе появляются еловые редколесья с кустистыми лишайниками (сомкнутость крон 0.2—0.3, покрытие лишайниками до 60—70%). На вертикальной и

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводкам (Hultén, 1968; Viereck, Little, 1972) с отдельными коррективами.

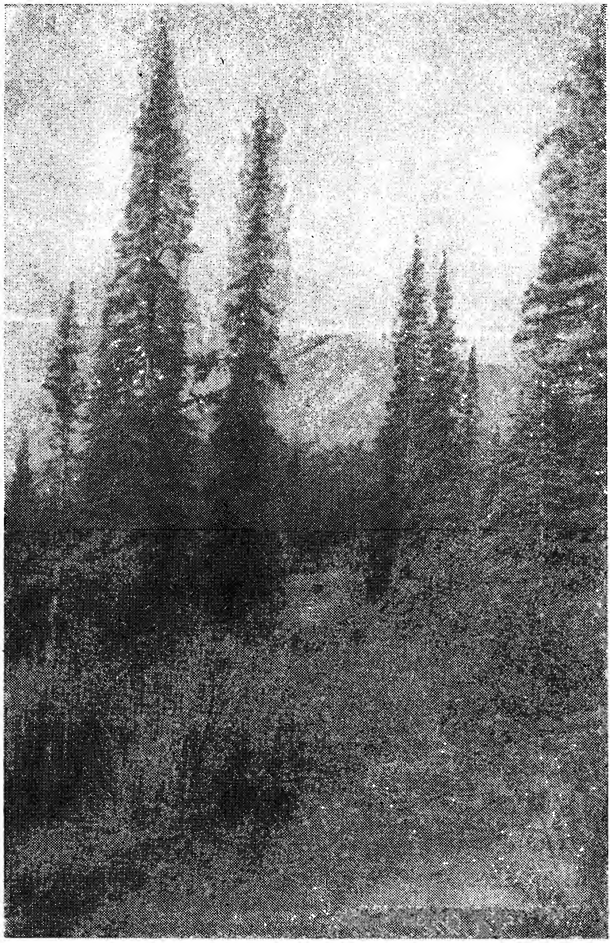


Рис. 3. *Picea glauca* у подножия хребта. Аляска.

полярной границах белая ель представлена более низкорослыми деревьями с хорошо развитыми кронами. Они производят впечатление нормально развивающихся, что подтверждает мнение Р. Григгса об экспансии леса на Аляске (Griggs, 1934). Однако встречается немало мертвых стволов, свидетельствующих о том, что борьба тундры и леса идет с переменным успехом. В горных долинах хр. Аляска в районе ст. Кентвэлл нами отмечено широкое развитие в поясе горной лесотундры елово-ивняковых группировок (сомкнутость крон ели 0.1—0.2) с ярусом ив — *Salix lanata*, *S. alaxensis*, *S. pulchra* до 2 м выс.; по общему облику они напоминают редколесья из сибирской ели с ивами на Печорском севере. В горных тундрах хр. Аляска выше границы леса находятся единичные хорошо развитые плодоносящие деревца белой ели. В низовьях р. Кускоквим в окр. пос. Бетел на западной границе ареала белой ели встречаются отдельные деревья 5—6 м выс. с большим количеством шишек. Здесь на торфяных буграх с морошкой и шикшей наблюдалась и стланиковая форма белой ели.

Белоеловые леса местами замещаются временными типами березняков с преобладанием *Betula papyrifera*, расположенными на старых гарях и вырубках. В белоеловых и березовых лесах нередка примесь осины *Populus tremuloides*.

Экзотический характер имеют тополевые леса, с которыми мы познакомились в окр. г. Анкоридж в предгорьях хр. Чугач. Здесь их образует *Populus balsamifera*, произрастающий в долинах рек и по склонам гор. Тополь доходит до вертикальной границы леса на Аляскин-

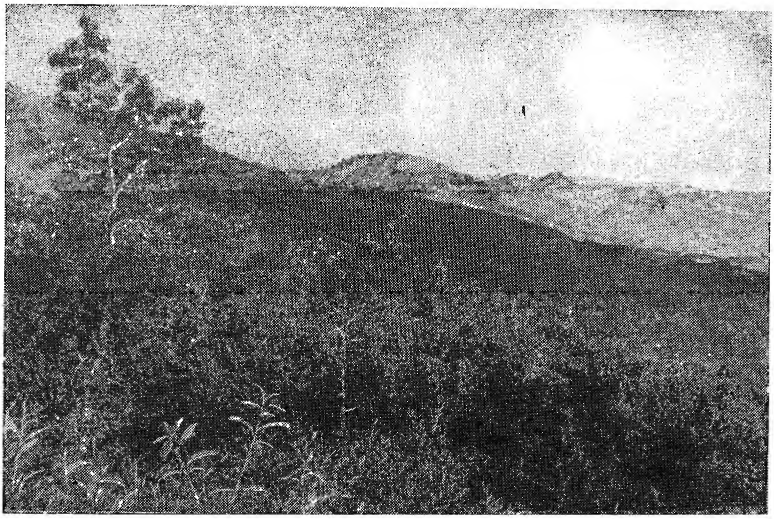


Рис. 4. *Populus balsamifera* на хребте Чугач.

ском хребте на высоте 1067 м над ур. м. (Viereck, Little, 1972). Как установили Вирек и Фут (Viereck, Foote, 1970), в пределах ареала пахучего тополя встречаются гибриды *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*. В чистом виде последний вид распространен южнее Анкориджа по тихоокеанскому побережью юго-восточной Аляски. *P. balsamifera* в Арктической долине хр. Чугач образует рощи по склонам западной и юго-западной экспозиции (рис. 4). На дне долины деревья прямоствольные, по склонам гор искривленные, 10—12 м выс. и 15—25 см в диам., древостой сомкнутый; имеется обильный подлесок из *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Shepherdia canadensis*, ивы, ольхи; разнообразный травяно-кустарничковый покров с участием *Cornus suecica*, *Ledum groenlandicum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. caespitosum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamaenerium angustifolium* и др. Подобных тополевых лесов на нашем Северо-Востоке нет. Исключительный интерес может представить интродукция горной формы *Populus balsamifera* и заполнение ею соответствующих экологических ниш в горных районах нашего Северо-Востока, где по речным долинам произрастает близкий вид *P. suaveolens*, не образующий горных экотипов.

Единственный вид лиственницы на Аляске *Larix laricina* представлен здесь обособленной популяцией с весьма ограниченным ареалом (в центральной части Аляски), в пределах которого она редка. Лиственницу Аляски иногда трактуют как самостоятельный вид *L. alaskensis*. По экологии она занимает промежуточное положение между белой и черной елями, но приближается к последней.

Чтобы дать представление о сочетаниях растительных группировок в лесных ландшафтах, приведу некоторые полевые заметки. Вдоль железной дороги Анкоридж—Фэрбенкс — полоса старых гарей и вырубок, в основном 25-летней и большей давности, заросших молодыми ельниками, березками и смешанными лесами. В некоторых местах железная дорога пересекает тундровые плато Аляскинского хребта. Они окружены поясами более или менее нетронутых белоеловых редколесий и редин. В долине р. Ненаны в районе ст. Кентвэлл в горной лесотундре ивняково-ольховые белоельники с сомкнутостью крон до 0.8, прерываемые местами кустистолишайниковыми редколесьями, занимают, по наблюдением с самолета, до 30% площади. По нижним частям склонов долины развиты ивовые редкостойные (0.3) белоельники (25%), средние части склонов покрыты ерниковыми белоеловыми редколесьями (сомкнутость крон — 0.1), занимающими до 25% площади. Верхние части склонов заняты кустарничково-лишайниковыми тундрами (20%).

На увалах Белых гор к северу от Фэрбенкса близ Бобровой речки густые (сомкнутость 0.8) еловые леса занимают 20% площади, редкостойные (0.4) ельники — 25%, смешанные березово-еловые леса — 25%, кустарниково-зеленомошные тундры — 30%.

Близ пос. Пятая Миля на Юконе (у нефтепровода) густые ельники покрывают 40% площади, густые чистые березняки (сомкнутость 0.8) — 20%, редкостойные лишайниковые ельники (0.4) — 10%, елово-березовые редкостойные леса (0.3) — 30%.

Между Юконом и южными склонами хр. Брукса по сравнению с более южными районами усиливается роль кустистолишайниковых покровов, становятся чаще вкрапления белоеловых лишайниковых редколесий, расширяются площади кустарничково-лишайниковых тундр. В ельниках покрытие лишайниками в среднем около 50%, высота и плотность лишайникового покрова оценивается высшими баллами (4, 5); [2] в тундрах покрытие лишайниками более 60%, но высота и плотность лишайникового покрова значительно меньше (чаще балл 1), что объясняется стравливанием более доступных тундровых лишайников диким северным оленем — карибу.

В окрестностях пос. Бетлс «языки» горной тундры чередуются с лесными депрессиями. Среди древостоев преобладают молодые разновозрастные ельники на месте пожаров и рубок с зеленомошными и кустарничковыми покровами.

Представляют интерес лесные «языки», выходящие к морскому побережью в районе п-ова Коцебу и у зал. Нортон, рассекающие тундровую зону. Северный «язык» представляет преимущественно редины белой ели с почти не измененными тундровыми покровами по долинам и склонам коренных берегов рек Кобук и Ноутэк. Эти редины не являются препятствием для распространения тундровых видов между изолированными отрезками тундровой зоны. Лесной «язык» у зал. Нортон более значительный, в его сложении принимают участие также белая и черная ели, но и он не сможет рассматриваться как серьезный ботанико-географический барьер.

Среди древесных пород Аляски и Северо-Востока СССР нет общих видов. Вольф и Леопольд (Wolfe, Leopold, 1967) отмечают, что с позднего миоцена лесные комплексы Северо-Востока Азии и Северо-Запада Америки развивались независимо друг от друга, будучи в основном изолированными. С некоторыми оговорками этого мнения придерживается и Б. А. Юрцев (1974). Примечательно наличие в напочвенном покрове, травяно-кустарничковом и кустарниковом ярусах в лесах Северо-Западной Америки и Северо-Востока Азии многих общих видов, для расселения которых не существовало непреодолимых физических и экологических барьеров.

Существенные различия дендрофлор Северо-Запада Америки и Северо-Востока Азии, в основе которых находятся исторические факторы, служат предпосылкой для их взаимного обогащения путем интродукции. Как отмечалось, в условиях Северо-Востока СССР имеются экологические ниши для аляскинских древесных пород (*Picea glauca*, *P. mariana*, *Populus balsamifera*, *Betula papyrifera*, *Larix laricina* и др.). В условиях Аляски найдут соответствующие местообитания главные лесные породы Северо-Востока СССР: *Larix dahurica* s. l., *Pinus silvestris*, *P. pumila*, *P. sibirica*, *Picea obovata*, *P. ajanensis*, *Abies sibirica*, *Chosenia arbutifolia*, *Betula platyphylla*, *B. lanata*.

Тундровые экосистемы занимают на Аляске 54% территории (Major ecosystems of Alaska, 1973), причем на горные тундры приходится 23%, на влажную тундру — 17%, на мокрую (приморскую заболоченную низину) — 9% и на заросли высоких кустарников (ольха, ивы), связанные в основном с тундровой зоной, — 5%.

---

[2] По шестибалльной шкале (см.: журн. Растит. ресурсы, VII, 3, 1971, с. 443).

В горных тундрах мы побывали на Аляскинском хребте к Северо-Востоку от ст. Кентвэлл (в 30—50 км) у озер Карибу и Бютте на выс. 1500—1700 м над ур. м. Здесь развита субарктическая тундра с преобладанием кустарниковых, осоковых и моховых группировок, со слабым развитием кочек и неясно выраженными мерзлотными формами микрорельефа. Растительный покров очень пестрый. По берегу озер тянутся заросли ив *Salix pulchra*, *S. glauca*, *S. lanata*; ивы достигают 1—1.5 м выс. В травяном покрове преобладает *Calamagrostis langsdorffii*. По небольшим логам на ровных участках плато ивы достигают 40—70 см высоты с осоково-травяным ярусом. Слабо покатые склоны с менее мощным снежным покровом (надежным индикатором глубины снега является высота кустов) покрыты стелющимся ерником *Betula exilis* 25—30 см выс. с мощным моховым покровом из *Hylocomium splendens*, *Hypnum* sp., *Polytrichum commune*, *Dicranum* sp., *Ptilidium ciliare*. Местами моховой покров сменяется кустистолишайниковым. На этих участках роль ерника резко снижается и группировки могут быть отнесены к лишайниковым тундрам, в которых преобладают *Cladonia alpestris*, *C. sylvatica*, *C. rangiferina*, *Cetraria richardsonii*.

На склонах элементов мезорельефа с супесчаными почвами развиваются кустарничковые тундры с преобладанием *Empetrum nigrum* и пятнами *Stereocaulon*, а на более увлажненных почвах — мохово-сетчатоивовая (с *Salix reticulata*) и мохово-круглолистноивовая (с *Salix rotundifolia*) тундры. Значительные площади занимают мохово-осоковые тундры с доминированием вида осоки, очень сходного с *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (американские ботаники называют его *C. consimilis* или *C. bigelowii*).

В аналогичных условиях на Чукотском п-ове можно было бы ожидать меньшее развитие мохового покрова, большую роль *Cetraria cucullata*, меньшее развитие кустарников, более яркое проявление мерзлотных форм микрорельефа в виде деллей, мелких бугорков и трещиноватых систем. Однако ограниченность наблюдений не позволяет провести обоснованный анализ этих различий. Вероятно, при значительных чертах физиономического сходства и флористической общности доминирующих видов отмеченные различия отражают более мягкий и влажный климат Аляски.

Наибольший массив тундр на Аляске расположен вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Он простирается от Чукотского моря на 1000 км до границы с Канадой. Максимальной ширины (свыше 400 км) тундровая зона достигает на долготе мыса Барроу. На северо-востоке она сужается, здесь тополь пахучий не доходит до побережья океана всего 40 км, а белая ель — 80 км.

Эта обширная тундровая область отделяется от горно-таежных районов Центральной Аляски хр. Брукса, имеющим почти широтное простирание. Для хорошо выраженной области главного водораздела характерны острые гребни, пики, крутые склоны; преобладают гольцы (каменистые поверхности с ничтожным развитием растительности), изредка встречаются снежники. Ниже находится подгольцовый пояс с преобладанием горных осоковых, моховых и кустарничковых тундр, в котором нет столь обычного на Северо-Востоке Азии кедрового стланика; его место в экологическом ряду на Аляске остается незаполненным. В верхней части подгольцового пояса нам часто попадались группы снежных баранов. В общем аспекте горных тундр 24 августа уже преобладали осенние бурые и желтые тона. Глубокие долины безлесны, на их дне вдоль русел простираются заросли крупных кустарников. Северный склон хр. Брукса довольно крутой и к его подножию примыкает область равнинной тундры. Здесь также преобладали бурые осенние аспекты.

Пересечение на самолете тундровой зоны от хр. Брукса до моря Бофорта у мыса Барроу показало, что изменения растительности в тундрах СССР, используемые для их подзонального расчленения (Александрова, 1971), проявляются и здесь достаточно четко.

В южной полосе, примыкающей к хр. Брукса, преобладает осоково-моховая кустарничковая тундра с кустистыми лишайниками (покрытие в среднем 20%). На небольших увалах покрытие лишайниками увеличивается до 80%. В 40 км к северу от хр. Брукса (по наблюдениям с самолета) на долю осоково-моховых кустарничковых тундр приходится 90% площади, заросли ивняков занимают 5%, пятнистые тундры — 2%, островки ольхи — 1%, выходы песков, щебнистые россыпи и пр. — 2%. По долинам рек тянутся заросли ив и ольхи, а по прилегающим дренированным склонам рассеяны красные пятна стелющихся форм ерника и голубики. На древнеаллювиальных террасах расположены кустистолишайниковые тундры со слабо развитой сетью морозобойных трещин и небольшими участками полигонально-трещиноватых болот. По склонам увалов неясно выражен деллевый микрорельеф. В месте посадки самолета в долине р. Умиат заросли *Alnus crispa* s. l. достигают 3 м выс., а *Salix arbusculoides* — 4—5 м. Далее к северу ольха исчезает, роль ерника и кустарниковых ив начинает снижаться. В то же время усиливается морозобойная трещиноватость как на плакорах, так и в долинах. Широко представлены кочкарники, по-видимому, из *Eriophorum vaginatum*, с обилием ветоши, маскирующей микрорельеф. В 40—50 км от побережья моря появляются достаточно определенные черты северной субарктической тундры, почти лишенной кустарников, но образованной в основном еще субарктическими элементами (кустарнички, *Eriophorum vaginatum*). Эта подзона выходит на побережье океана восточнее мыса Барроу. Здесь появились одиночно и небольшими группами карибу. Вокруг озер в осоковых зарослях многочисленны тропинки этих оленей, свидетельствующие об интенсивном использовании пастбищ в летнее время. По берегам лагун встречались небольшие участки засоленных приморских лугов с яркими зелеными и красными тонами.

В районе мыса Барроу вполне четко выражена подзона южной арктической тундры. Здесь на приморской равнине представлены ассоциации травяных и моховых арктических тундр и болот; они описаны по площадкам, заложенным по международной биологической программе МБП (Bunnell et al., 1975). Эти площадки были мною осмотрены совместно с С. Мак-Лином. Их принадлежность к южноарктической тундровой подзоне не вызывает сомнений. Здесь преобладают два тундрово-болотных комплекса: 1) полигонально-валиковый, в котором вдоль трещин простираются приподнятые на 40—50 см валики с тундровыми группировками, а ограниченные ими бессточные полигоны заняты болотными группировками; 2) полигонально-трещиноватый, в котором по морозобойным трещинам развита сеть заболоченных ложбинок, валики отсутствуют, а полигоны повышены и заняты тундровыми группировками. Размер ячей морозобойной сети в обоих комплексах около 10×15 м, преобладает прямоугольная форма. Большинство участков МБП приурочено ко второму комплексу. Обращают на себя внимание *Salix rotundifolia*, распластанная *S. pulchra*, *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*, *Arctophila fulva*, *Eriophorum angustifolium* (10—15 см выс.), *E. scheuchzeri*, *Carex stans*, *Nardosmia frigida*, *Senecio atropurpureus*. Моховой покров в сочетании с травянистыми растениями создает сплошную упругую растительную дернину. На тундровых участках преобладают *Aulacomnium turgidum*, *Pogonatum*, на болотных компонентах виды *Calliergon*, *Drepanocladus*.

Отмеченные комплексы представляют поздние стадии развития морозобойной сети и свидетельствуют об ее одряхлении. При осмотре с воздуха этой территории данный вывод подтвердился — мерзлотных новообразований не было отмечено. По общему характеру арктические тундры мыса Барроу очень близки к таковым в низовьях Колымы. От ультраконтинентальных тундр Якутии (между Индигиркой и Леной) их отличает одряхление мерзлотного микрорельефа, который здесь выражен даже менее четко, чем на Чукотском полуострове.

В 12 км к югу от мыса Барроу, по словам С. Мак-Лина, арктические тундры сменяются субарктическими с широким развитием ерника и пушицы влагалищной. Новая серия опытов по международной программе «Человек и биосфера» (МАВ) заложена здесь в условиях, более типичных для аляскинской тундры, так как арктические тундры у мыса Барроу — явление локальное, распространенное на весьма ограниченной территории.

Второй массив тундр на Аляске охватывает ее западную оконечность и простирается от западных отрогов хр. Брукса на юг вдоль побережий Чукотского и Берингова морей. Это область Американской Берингии в узком понимании (Юрцев, 1974). Общие закономерности распределения растительности в этом массиве тундр формируются под влиянием двух климатогенных факторов — усиления типичных для Арктики особенностей к северу и увеличения океаничности в западном и юго-западном направлениях. Хультен (Hultén, 1968) наметил здесь зональный ряд флористических регионов, но геоботанические закономерности этой территории еще недостаточно ясны. Указанная область относится к субарктической тундре — к ее более южным вариантам. Повсеместно развиты осоково-моховые тундры (*Carex bigelowii* s. l.), в которых участие травянистых растений усиливается в направлении на юго-запад; повсеместны ольха *Alnus crispa* и заросли крупных ив, которых становится меньше к морскому побережью.

В пределах приморской равнины по северо-восточному берегу зал. Коцебу вершины всхолмлений покрыты кочкарно-тундровыми группировками с небольшим участием кустистых лишайников (до 20%) и с нечеткой морозобойной сеткой. Они окаймлены по склонам и депрессиям зарослями ивняков с ольхой (до 2 м выс. и с полнотой 0.3). По берегам лагун расположены приморские луга. На оконечности полуострова, где находится пос. Коцебу, преобладают влажные тундры с *Carex aquatilis* s. l., *Eriophorum angustifolium* и редкими кустами ольхи; на возвышенностях стелющиеся формы ерника, голубики, багульника, стланиковая ольха. На перешейке полуострова преобладают мохово-ивняковые тундры, чисто ивняковые и ольхово-ивняковые заросли. По обрывам морских берегов распространены сочные зеленые луговины. На улицах пос. Коцебу обильны *Artemisia tilesii*, *Senecio arcticus*, *Matricaria grandiflora*, виды *Puccinellia*, кусты *Salix alaxensis*.

По данным наблюдений с самолета в северо-восточной части п-ова Сьюард, около 50% плакоров покрыто кочкарной тундрой с господством *Eriophorum vaginatum*, 20% приходится на кочкарники по склонам водоразделов с обилием ивы и луговинных трав, 20% занято моховыми тундрами с ивами и ерником, около 5% составляют заросли ив, 3% — осочники вокруг озер, 2% — выходы коренных пород с фрагментами горных лишайниковых тундр. К юго-востоку от пос. Шишмарев мы осмотрели с вертолета тундры п-ова Сьюард, где в настоящее время сосредоточено оленеводство Аляски. Эта территория используется домашними оленями на протяжении 80 лет. В начале века здесь были значительные запасы ягеля, которые в 30-е годы, в период максимального развития оленеводства, были уничтожены. В результате значительного уменьшения в последующие годы численности оленей запасы ягеля частично восстановились. В настоящее время на полуострове выпасается всего лишь около 20—25 тыс. оленей. На одного оленя приходится более 300 га пастбищ в год. Влияние выпаса очень мало сказывается на растительности.

Одной из причин, определившей использование п-ова Сьюард для оленеводства, послужило широкое развитие здесь кочкарных тундр с пушицей влагалищной, обеспечивающих северного оленя кормами во все сезоны года.

В 60 км от морского побережья на типичном участке кочкарной тундры мы сделали описание. Поверхность тундры разбита на прямоугольные полигоны размером 8×15 м; они разделены ложбинками шириной 1—2 м, расширяющимися на перекрестках, где нередки небольшие озерки. Полигоны возвышаются над микродепрессиями на 30—40 см. Они занимают до 70—75% всей площади, а депрессии — 25—30%. Поверхность полигонов занята ассоциацией влагалищнопушицевой кустарничковой зеленомошной тундры (мощный моховой покров с преобладанием *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium proliferum*, *Dicranum* и других видов занимает 70%

поверхности, пушица с ветошью занимает 20%, кустистые лишайники — *Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica* — 10%. *Betula exilis* — 5%. *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum* — 4%, *Carex stans* — 2%; встречаются редкие кусты *Salix pulchra* 15 см выс. и *Spiraea beauverdiana* 70—80 см выс.). В ложбинах расположены осоково-пушицевые гипновые болота с *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, видами *Calliergon* и *Drepanocladus*. Подобные же тундро-болотные комплексы, не отличимые по вертикальной и горизонтальной структурам и почти тождественные по флористическому составу, представлены и в яно-индигирских тундрах. Для аляскинского варианта характерно несколько большее развитие депрессий; это свидетельствует о большем одряхлении мерзлотного микрорельефа и отсутствии процессов пастбищной дигрессии, выражающейся обычно в появлении бокальчатых клядоний, накипных лишайников, пастбищной свиты злаков. Развитие на Аляске подобных влагалищнопушицевых кочкарных тундр, соответствующих более континентальному климату, весьма примечательно и свидетельствует о сходстве экологических условий яно-индигирских и аляскинских тундр в эпоху образования этих кочкарников.

Маршрут через п-ов Сьюард от пос. Шишмарев до г. Нома показал, что подобные комплексы довольно широко распространены, занимая местами до 60—70% территории. На остальной ее части развиты редкоивняково-моховые тундры, заросли ивняков, осоковые заболоченные тундры, а на возвышенностях — щебнистые кустарничковые и щебнисто-пятнистые кустарничково-моховые тундры. Местами среди болотистых озерных низин возвышаются гидролакколиты, именуемые в Северной Америке эскимосским термином пинго (Brown, Kupsch, 1974). Однако пинго относится также к образованиям, которые возникают вне зоны вечной мерзлоты и не являются гидролакколитами (Словарь общегеографических терминов, 1975). В прибрежной полосе полуострова заросли ивняков редки. По берегам моря и крупных озер нередко видны группы байджарахов — «кладбищенских или термокарстовых холмов» (Brown, Kupsch, 1974) в полигонально-трещиноватых тундрах (рис. 5). По-видимому, закономерно наличие лишь старых форм байджарахов со сплошным задернением, что свидетельствует о затухании здесь термокарстового процесса.

Близ г. Нома в области увалистого рельефа с самолета я определил, что около 40% территории занято осоково-моховыми тундрами, до 30% — осоковыми болотами, 25% — зарослями ив (ольхи нигде не видно), около 5% приходится на луговины, расположенные по логам, где долго залеживается снег. Поездка из Нома по дороге на пос. Тейлор позволила ближе познакомиться с перечисленными группировками (рис. 6). Осоково-моховая тундра оказалась очень разнообразной и пестрой по составу. Небольшие бугры — до 30—50 см выс. и до 1 м в диам. — занимают около 25—30% площади. Моховой покров на них более разреженный, а между ними более плотный, преобладает *Hylocomium proliferum*. Повсеместно растет мощная *Carex bigelowii* s. l., на повышениях *Dryas octopetala* s. l., *Salix reticulata*, куртины *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, в понижениях — *Betula exilis* (до 30 см выс.), *Salix pulchra*, *Andromeda polifolia*, *Arctagrostis latifolia*; в осоковых болотах — *Carex aquatilis* s. l., редкие кусты ивы высотой до 1—1.5 м. По ручьям и прилегающим к ним склонам сплошные заросли ив без ольхи. Преобладают *Salix alaxensis*, *S. pulchra*, часто *S. lanata*.

В отличие от северо-западной части п-ова Сьюард юго-западное побережье характеризуется мощным развитием ивняков и осок за исключением кочкообразующих. В растительном покрове (29 августа) еще преобладали зеленые тона.

Антропогенное влияние на растительность в тундре п-ова Сьюард проявляется очень слабо. Около домика оленевода Клифорда Вейананна близ места описания кочкарной тундры обильно разрослись *Arctagrostis latifolia*, *Elymus mollis*, *Artemisia tilesii*, *Puccinellia* sp. Около оленьего

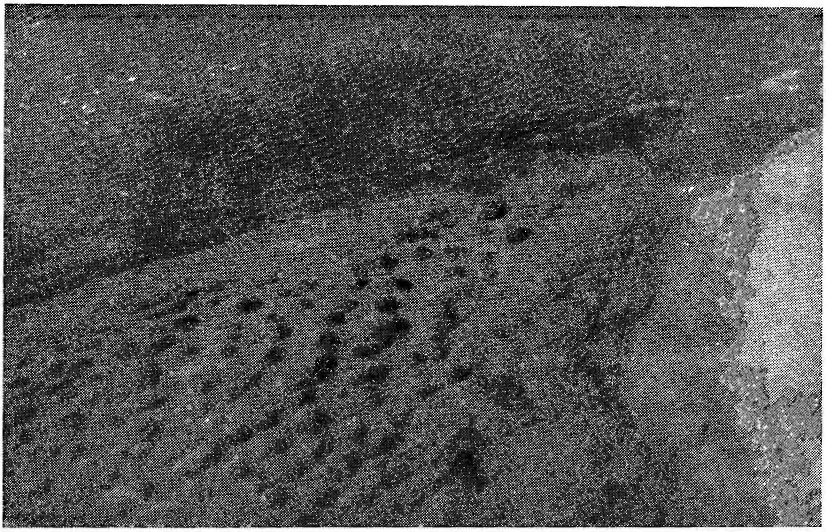


Рис. 5. Байджарахи на п-ове Сьюард.

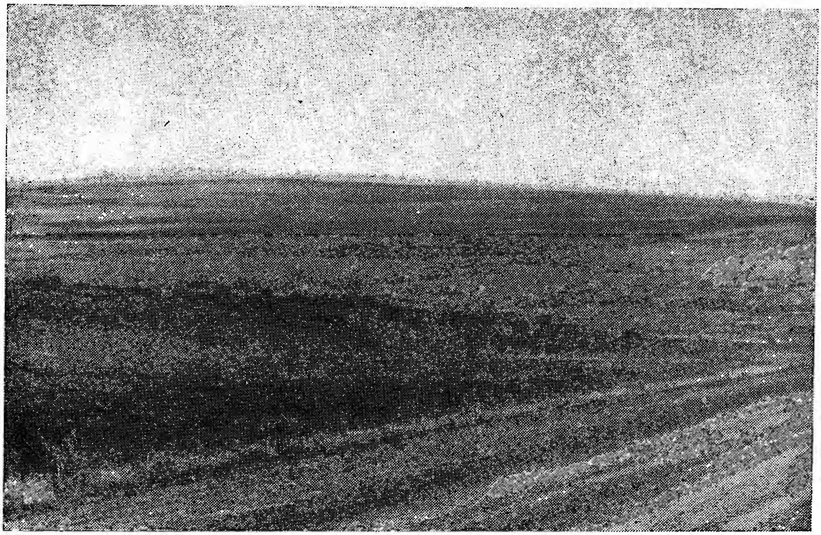


Рис. 6. Осоково-моховые тундры (с *Carex bigelowii* s. l.) и заросли ивняков в районе г. Ном.

загона на свежих черных выбитых местах была яркая зелень *Senecio arcticus* и злаков, обычных для подобных мест. У пос. Шишмарев на рудеральных территориях выделялись обилием *Arctagrostis latifolia*, *Elymus mollis*, *Armeria scabra*, *Matricaria grandiflora*, *Chrysanthemum hultenii*, *Senecio arcticus*, *Puccinellia* sp. На мало посещаемых участках территории аэропорта в г. Ном отмечены заросли *Chamaenerium angustifolium*, *Critesion jubatum*, *Artemisia tilesii*.

В низовьях р. Кускоквим у пос. Бетел в долине обильны мощно развитые кустарники ивы и ольхи высотой до 4 м. На надпойменных террасах — пятна лишайниковых тундр; покрытие лишайниками 40—60% (большей частью с баллами высоты и плотности 4, 5). Близ пос. Бетел проходит западная граница ареала белой ели. Последние островки ее заметны на холмах коренного берега р. Кускоквим в 20 км ниже поселка. От этого места к морскому побережью простирается безлесная, закустаренная и заболоченная равнина с обилием мелких, зарастающих озер. На мелководьях видны диски и кольца арктофилы и других прибрежных растений. На водоразделах преобладает кочкарниковая влагалищнопушицевая тундра. В 40 км от пос. Бетел в сторону моря (на запад) на ее долю приходится 80% площади; покрытие кустистых лишайников 60—65% (балл 4); много голубики, ерника, багульника; 10% территории занимают заросли ивняков и 10% — низинные осоковые болота. В 80 км от пос. Бетел кочкарники с пушицей, ягелем и ерником занимают 20% площади, кочкарники с пушицей и сфагнами — 15%, осоковые болота — 20%, мохово-сфагновые тундры — 20%, полигонально-валиковые комплексы с ягелем на валиках — 20%, заросли ивы — 5%. Вдоль морского берега простирается низменность шириной 50—70 км. В переходной полосе сочетаются всхолмления (кочкарная ягельная тундра составляет 70—75% и осоковые болота 25—30%) и обширные низины с моховыми, сфагновыми и кустарничковыми тундрами. Эти низины ближе к морю становятся господствующими. Берега морских лагун окаймлены значительными массивами засоленных приморских лугов, особенно в области распространения аллювиальных наносов р. Кускоквим. Вид этих лугов с самолета тождествен аналогичным образованиям на полярном побережье Сибири и европейской части СССР (рис. 7). До 40—50% территории здесь занимает вода, аспект растительности в основном зеленый, местами с красноватым оттенком. В целом равнина от пос. Бетел до моря характеризуется своеобразным сочетанием субарктических тундр континентального типа с океаническими, причем по сравнению с более северными районами Берингии в них усиливается роль травянистых элементов.

Остров Нунивак отделен от материка мелководным проливом 25—40 км шириной. Длина острова около 100 км, ширина 50 км, поверхность представляет собой возвышенную равнину с высотами 100—200 м, в юго-восточной части отдельные элементы рельефа достигают 500 м выс. над ур. м. Поверхность острова покрыта влажными осоково-моховыми тундрами, мелкобугорковыми торфяными болотами; на возвышенностях находятся щебнистые кустарничковые тундры, в центральных частях острова встречаются кусты ивы и ольхи. У пос. Мекориёк на приморской возвышенной равнине развиты осоково-моховые тундры и осоковые болота, характеризующиеся мощным развитием *Carex bigelowii* s. l., *C. aquatilis* s. l., *Eriophorum angustifolium*, *Calamagrostis* sp., на торфяных буграх растет *Rubus chamaemorus*. Травостой высотой до 50 см скрывает моховой покров, кустарнички, низкие ерники и ивы. По-видимому, эти группировки по флористическому составу и структуре следует относить к тундровым, хотя физиономически они больше напоминают луга. На дюнах у поселка мощно развиты *Elymus mollis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Matricaria grandiflora*, *Senecio arcticus*. Растительность острова сильно изменена оленями и овцебыками. Здесь раньше обитали карибу, но в конце XIX в. их полностью истребили. С 1920 по 1928 г. на остров были завезены домашние олени, численность которых в разные годы резко колебалась — от 4 до 30 тыс. В 1975 г. их насчитывалось 5 тыс., система содержания — вольный выпас. В 30-е годы на остров из Гренландии были завезены овцебыки, которые акклиматизировались, и в августе 1975 г. их численность достигла 600, в том числе 50 телят. Здесь были развиты богатые ягельники, но в 40-х годах они стали деградировать и теперь их нет. Можно провести сопоставление с о. Колгуевым, где существует островное оленеводство. Благодаря регулируемой численности оленей и управлению их выпасом состояние пастбищных ресурсов на Колгуеве значительно лучше. Специалисты оленеводческого хозяйства в Мекариёке и Д. Клейн сообщили, что в настоящее время олени на острове в течение круглого года питаются зелеными кормами и ветошью. Овцебыки летом расселяются по всему острову, а зимой концентрируются в береговой полосе, где снега меньше и имеется их излюбленный корм — *Elymus mollis*.

После пересечения Аляскинского хребта на самолете открылась величественная панорама этой горной системы с высотами 2—3.3 тыс. м и

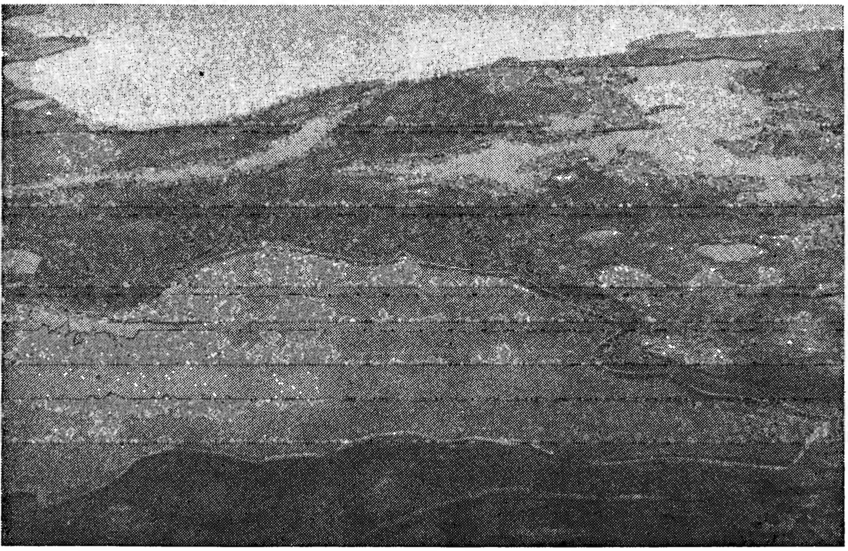


Рис. 7. Приморские луга на о. Нунивак.

обширными ледниками. Черные остроконечные гребни и светлые свежие моренные отложения определяют неповторимое своеобразие этих гор, еще недавно переживших более мощное оледенение. Между хр. Аляска, который резко обрывается на юго-востоке, и заливом Кука простирается облесенная равнина. Еловые леса (сомкнутость крон 0.5—0.6) чередуются с безлесными осоковыми болотами и многочисленными озерами. Безлесные площади близ морского побережья составляют 40—50% территории. Выделяются желтовато-красноватые участки приморских лугов, рисунок которых отличен от аналогичных образований в тундровой зоне. В Анкоридже путешествие по Аляске было закончено.

Природа, в частности растительный покров, этого своеобразного региона испытала значительно меньшие антропогенные воздействия по сравнению с другими районами США. Здесь сохранились почти в девственном состоянии такие уголки, как Национальный парк Мак-Кинли, который ежегодно привлекает более 80 тыс. туристов. Однако леса Аляски на значительных площадях изменены в результате вырубок и пожаров; в тундрах большой ущерб нанес неуправляемый выпас оленьих стад в период расцвета оленеводства, а в настоящее время такой вред наносит нерегулируемый выпас карибу. Вездеходный транспорт, особенно в прибрежных тундрах, добыча полезных ископаемых и строительство нефтепровода также привели к значительным нарушениям природной среды.

Заслуживает внимания большая работа, проводимая в настоящее время на Аляске по охране природы. На ее территории расположены 16 национальных парков, заповедников и заказников, обсуждается вопрос о создании еще 28 (Wildlands for to-morrow, 1974). Организована борьба с лесными пожарами. Применение авиации и химических мер тушения пожаров дает высокий эффект. В бесснежное время запрещено движение в тундре вездеходного транспорта. Старые нарушения почвенно-растительного покрова ликвидируются в процессе естественной рекультивации. Применяются новые транспортные средства с широкими колесами и катками, с уменьшенным удельным давлением на почву и растительный покров. Охраной окружающей среды занимается несколько ведомств; в природоохранные мероприятия вовлечены значительные материальные и людские ресурсы. Ведется пропаганда идей охраны природы. Следует отметить активное участие во всех природоохранных мероприятиях ученых Аляскинского университета и особенно проф. Д. Клейна. Однако не все вопросы могут быть решены, поскольку разработкой природных ресурсов занимаются частные компании, не желающие производить необходимые затраты на природоохранные мероприятия, и в основном расходы по их проведению ложатся на местный и федеральный бюджеты.

Ознакомление с растительным покровом и растительными ресурсами Аляски, посещение научных учреждений и административных органов еще раз показало целесообразность и плодотворность контактов ботаников-североведов СССР и США. Значительный эффект могут дать совместные флористические, экологические и геоботанические исследования на эталонных участках Аляски и Северо-Востока СССР, что позволит взаимно обогатить методы исследования и уточнить различие в понимании разных систематических и геоботанических таксонов. Могут быть обсуждены общие мероприятия в области охраны ботанических объектов и согласованы параметры рационального использования растительных ресурсов. Особый интерес представляют проблемы интродукции и акклиматизации. Обмен семенами и посадочным материалом, учитывая сходство природных условий, весьма перспективен. Исключительный интерес представляет взаимное обогащение дендрофлор. В высшей степени интересны согласованные стационарные исследования в области биологии развития, погодной и сезонной динамики развития, продуктивности отдельных видов и целых экосистем в зоне тундры. Эти и многие другие вопросы могут стать основой международных связей ботаников СССР и США.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1.— Словарь общегеографических терминов. (1975), 1, М.— Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии.— Brown R. J. E., W. O. Kupsch. (1974). Permafrost terminology. Altona, Manitoba.— Bunnell F. L., S. F. Maclean, J. Brown. (1975). Barrow, Alaska, USA. In: Structure and function of tundra ecosystems. Ecol. Bull. Stockholm.— Griggs R. F. (1934). The edge of forest in Alaska and the reasons its position. Ecology, 15, c. 80—96.— Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford.— Major ecosystems of Alaska. (1973). Fairbanks.— Murray B. M. (1974). Catalog of bryophytes and lichens of the central Brooks range, Alaska. University of Alaska.— Viereck L. A., J. M. Foote. (1970). The status of *Populus balsamifera* and *P. trichocarpa* in Alaska. Canad. Field-Naturalist, 84, 2.— Viereck L. A., E. L. Little. (1972). Alaska trees and shrubs. Washington.— Viereck L. A., E. L. Little. (1975). Alaska trees and common shrubs, 2. Washington.— Wildlands for to-morrow. (1974). Map by Francis and Shaw. Washington D. C.— Wolte J. A., E. B. Leopold. (1967). Neogenne and early Quaternary vegetation of northwestern North America and north-eastern Asia. In: The Bering land bridge. Stanford.

Институт биологии
Якутского филиала СО АН СССР,
Якутск.

Получено 23 IV 1976.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 05 (437)

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ В ОСВЕЩЕНИИ ЧЕХОСЛОВАЦКОГО ЖУРНАЛА «FOLIA GEOBOTANICA ET PHYTOTAXONOMICA»

P. L. GORCHAKOVSKY, N. V. PESHKOVA. (A REVIEW). SOME PROBLEMS OF GEOBOTANY AS ELUCIDATED IN THE CZECHOSLOVAK MAGAZINE «FOLIA GEOBOTANICA ET PHYTOTAXONOMICA»

Геоботанические исследования в ЧССР имеют давние и богатые традиции. В настоящее время они проводятся главным образом в Ботаническом институте Чехословацкой академии наук (Пругонице близ Праги), в Ботаническом институте Словацкой академии наук (Братислава), в университетах Праги, Брно и Братиславы, на кафедрах ряда других высших учебных заведений.

Чехословацкие геоботаники в своих исследованиях основываются на методических положениях школы Й. Браун-Бланке (Цюрих—Монпелье). Однако они принимают эту методику в несколько видоизмененной трактовке Р. Тюксена, не абсолютизируя принцип выделения растительных ассоциаций и других фитоценологических таксонов по «верным» или «характерным» видам, а проявляя бóльшую гибкость при выборе разграничительных критериев.

Начиная с 1966 г. значительная часть результатов геоботанических работ, выполненных в Чехословакии, печатается на страницах ежеквартального журнала «Folia geobotanica et phytotaxonomica».[1] Ознакомление с такими материалами, опубликованными в последнее время (1971—1975 гг.), может представить интерес для советских ботаников. В важнейших статьях затрагиваются вопросы методики геоботанических исследований, экологии и продуктивности растительных сообществ, истории растительности и синантропизации растительного покрова.

Методика геоботанических исследований

Анализу методики Браун-Бланке в сравнении с рядом других и роли этой школы в развитии геоботаники посвящена статья М. Вергера (1974, 9/1, с. 99—109). По мнению автора, методика Браун-Бланке имеет три существенных достоинства: 1) она хорошо разработана теоретически; 2) служит основой для классификации растительных сообществ на любых уровнях; 3) разработана в деталях и учитывает большое разнообразие признаков. На ряде примеров продемонстрировано, что к методическим положениям, разработанным этой школой и уже давно ею принятым, представители других школ подошли гораздо позднее. Интерес к методике Браун-Бланке особенно усилился в последнее время, так как она открывает большие возможности применения ЭВМ для обработки первичных данных по описанию растительных сообществ.

Программу для выяснения флористической общности серии участков растительных сообществ (с помощью ЭВМ) разработали **Я. Козинова** и

---

[1] См. рецензию Т. А. Работнова (Бот. журн., 57, 5, 1972), где кратко охарактеризованы некоторые статьи, помещенные в первых томах журнала.

З. Козина (1971, 6/4, с. 441—446). В итоге составлена иерархическая схема классификации растительных сообществ, выраженная в виде дендрограммы.

Развивая мысли, высказанные в свое время еще Р. Нордхагеном, **Я. Моравец** (1971, 6/2, с. 147—170; 1973, 8/4, с. 424—434) предлагает разграничивать два понятия: гомогенность и гомотонность. Показатель гомогенности характеризует степень однородности одного конкретного участка, тогда как показатель гомотонности — степень однородности серии участков определенной ассоциации. Моравец пытается объяснить связь между гомотонностью сообщества и константностью видов, между числом видов и числом описаний. Он подчеркивает, что гомотонность серии описаний — одно из важнейших требований классификации растительных сообществ. Проанализировав имеющиеся способы оценки гомотонности (основанные на использовании коэффициента флористической общности и разнообразных индексов), автор предлагает новый показатель — основной коэффициент гомотонности bH. Этот коэффициент определяется по формуле

$$bH = \frac{1}{d} \sum_{j=1}^{l} C_j,$$

где d — среднее число видов в одном описании, l — число видов с константностью не ниже 61% в данной серии описаний, C_j — константность вида j в процентах (для видов с константностью не ниже 61%) или средняя (для серии более чем из 20 описаний) константность по классам в пределах 61—100%. К bH вводится поправка, учитывающая разницу между наибольшим и наименьшим числом видов в рассматриваемой серии описаний

$$f_{\text{osc}} = \frac{0{,}5\,(e-g)}{d},$$

где e, g, d — соответственно наибольшее, наименьшее и среднее число видов. Коэффициент гомотонности с учетом поправки имеет следующий вид

$$cH = bH \frac{1}{1+f_{\text{osc}}}.$$

Первоначально коэффициент гомотонности был предложен для серии из пяти и более описаний. Дальнейшие методические разработки позволили автору рекомендовать этот коэффициент и для серий, состоящих менее чем из пяти описаний. В этом случае истинные значения константности заменяются другими, эмпирически установленными: в серии из четырех описаний показатель константности 75% заменяется на 50, в серии из трех описаний — 67% на 25. Для серии из двух описаний величины коэффициента гомотонности и индекса сходства Серенсена совпадают.

Для многоярусных сообществ расчет коэффициентов гомотонности рекомендуется проводить по каждому ярусу отдельно с тем, чтобы выяснить, какой именно ярус вносит наибольший вклад в общую гетерогенность сообщества. Отмечается, что коэффициент гомотонности может служить косвенным показателем степени гомогенности местообитания.

Другая статья **Я. Моравца** (1973, 8/1, с. 23—47) посвящена методике определения минимум-ареала (площади выявления) растительных сообществ. Описанию новых, предлагаемых им методик предшествует краткий обзор уже существующих (классических кривых «число видов—площадь», «встречаемость видов—площадь»), а также некоторых новых приемов, основанных на статистическом анализе растительного покрова. Затем излагаются два новых, тесно связанных друг с другом метода определения минимум-ареала растительных сообществ. Сбор материала производится следующим образом. В пределах исследуемого сообщества закладываются учетные площадки разных размеров — не менее 5 (а лучше по 10) каждого размера, причем меньшие должны входить в бо́льшие. Такие серии площадок размещаются по участку ограниченно-случайным или регулярным способом; площадки не должны перекрывать друг друга. На площадках отмечается истинная (по укореняющимся побегам) встречаемость видов, и составляется флористический список по каждой серии площадок, начиная с площадок наименьшего размера. Встречаемость выражается в процентах. Затем составляется таблица видов по каждому классу встречаемости с указанием среднего числа видов на площадке определенного размера. Табулированные таким образом исходные данные служат для дальнейших расчетов по любому из предлагаемых методов.

1) Определение минимум-ареала по среднему соотношению между флористическим сходством и размером участка. Этот метод основан на допущении, что на гомогенном участке с увеличением размера учетной площадки число видов возрастает до тех пор, пока площадка не достигнет размера минимум-ареала сообщества (число видов при этом может продолжать увеличиваться, поэтому флористическая общность будет менее 100%, но все же стабилизированной). Для расчета коэффициента флористической общности серии учетных площадок используется модифицированная Чешкой формула Серенсена

$$M = \frac{\sum_{i=1}^{k} P_i}{\sum_{i=1}^{k} C_i} \cdot 100,$$

где n — общее число учетных площадок; a_i — число площадок, на которых встречается вид i; k — общее число видов в серии учетных площадок; C_i — встречаемость (в процентах) вида i,

$$P_i = \frac{a_i\,(a_i - 1)}{n\,(n-1)} \cdot 100.$$

2) Определение минимум-ареала по зависимости величины коэффициента гомотонности от размера площадки. При расчетах используются формулы, предложенные автором ранее (см. выше). По мере увеличения размера учетной площадки в ее пределах оказывается все больше и больше видов с высокой встречаемостью; когда размер площадки достигает минимум-ареала сообщества, коэффициент гомотонности далее не возрастает, оставаясь приблизительно на одном уровне с небольшими колебаниями. Флористическое богатство при этом может возрастать, но за счет видов с низкой встречаемостью.

Экология и продуктивность растительных сообществ

Проводимые в различных районах ЧССР эколого-фитоценологические исследования базируются на тщательном описании растительных сообществ по методике Браун-Бланке и столь же тщательном учете влияния различных факторов среды (термический режим, гидрологические условия, крутизна и экспозиция склонов, физические и химические свойства почвы и т. д.). В результате таких исследований устанавливаются закономерности продукционного процесса, выясняется зависимость флористического состава сообществ и его границ от экологических условий, разрабатывается общая эколого-фитоценотическая схема того или иного района или же выясняется связь отдельных ассоциаций и субассоциаций (в пределах определенного типа растительности) с условиями среды.

«Программу-минимум» для исследования продуктивности тростниковых сообществ земного шара в сравнительном плане разработали **Д. Дыкийова, С. Хейны** и **Я. Квет** (1973, 8/4, с. 435—442). Эта программа, обсуждавшаяся совместно с учеными других стран, включает три больших раздела (со множеством подразделов): 1) общая оценка продуктивности тростниковых зарослей; 2) количественная характеристика морфологических особенностей тростника; 3) описание тростниковых сообществ и свойственных им местообитаний. Для учета надземной фитомассы рекомендуется использовать метровые площадки (не менее чем в четырехкратной повторности) и побеги срезать на уровне грунта, а не водной поверхности. Подземная фитомасса учитывается путем взятия монолитов с помощью стальных цилиндров высотой 50—70 и диаметром 20—25 см. Для сравнения продуктивности различных участков признается целесообразным рассчитывать среднюю суточную продукцию сухого вещества (как частное от деления максимальной фитомассы, образовавшейся за сезон, на число дней от начала вегетации до взятия укоса, с добавлением 5—10-процентной поправки).

Продуктивность четырех сообществ заливных лугов (укладывающихся в единый экологический ряд по градациям увлажнения) в Южной Моравии проанализировала **Я. Якрлова** (1971, 6/1, с. 1—27). Исследования проводились в течение трех лет (1966—1968 гг.), существенно различающихся по погодным условиям и длительности стояния паводковых вод. Оказалось, что в засушливый год величина продукции надземной биомассы была в 1.3—1.7, а в избыточно влажный — в 1.9—2.7 раза меньше, чем в год, наиболее благоприятный для роста растений.

Оценку максимального запаса надземной биомассы травяного яруса в пяти лесных сообществах Малых Карпат (юго-западная Словакия) дали **Ф. Кубичек** и **А. Юрко** (1975, 10/2, с. 113—129). Они были сопоставлены с численностью и встречаемостью отдельных видов. К сожалению, оценки средних значений приведены без указания статистических ошибок их определения.

При оценке запаса и годичного прироста надземной биомассы растений в Индии **Л. Харш** и **Д. Сен** (1975, 10/2, с. 211—215) использовали рандомизированные площадки 50×50 см всего лишь в трехкратной повторности, причем ошибки определения средних значений не приведены. Основной вывод этих исследователей: запас биомассы увеличивается при возрастании числа слагающих фитоценоз видов.

Я. Кубикова (1971, 6/4, с. 389—405) изучила связь флористического состава с градиентами факторов среды в полосе контакта ксеротермных остепненных злаковников и широколиственных лесов из дуба и ясеня на северо-западном склоне одного из холмов в Чешской карстовой области. Интерес к этому вопросу вызван тем, что сведения о зоне контакта сообществ очень скудны, поскольку при описании растительности обычно выбирались «типичные» участки. Оказалось, что изменение флористического состава сообществ связано с экологическими факторами и в большинстве случаев переход от одного сообщества к другому постепенный (однако распространенным термином «континуум» автор не пользуется). В районе исследований ксеротермные злаковники, леса и сообщества в полосе контакта между ними характеризуются разными доминантами травяного яруса (*Carex humilis*, *Festuca valesiaca*, *Potentilla arenaria*, *Primula veris*, *Sesleria calcaria*) и существенно различаются по статистическим показателям и ценотической структуре (в частности, по характеру межвидовых сопряженностей). Резкому изменению экологических условий соответствует такое же изменение растительного покрова, что приводит к четкому обособлению самостоятельных группировок.

Исследования, проведенные на юго-западе (**Э. Хадач**, 1971, 6/1, с. 29—41; 6/2, с. 105—125; 1972, 7/4, с. 349—380) и севере (**Д. Блажкова**, 1973, 8/3, с. 225—230) Исландии, показали, что высокая степень экологической специализации растительных сообществ приводит к обеднению их флористического состава.

Растительный покров небольшой территории в центральной части Чешско-Моравских высокогорий описал **Р. Нойхойзл** (1972, 7/2, с. 105—165). Он установил связь пространственного распределения сообществ с климатом, рельефом и геологическим строением местности. Особое внимание обращалось на приуроченность отдельных ассоциаций к участкам с различным режимом увлажнения. Составлена карта современного растительного покрова исследованного района. Подробно охарактеризованы прибрежно-водные группировки, пастбища, естественные, полукультурные и культурные луга, кустарничковые пустоши, торфяные болота, естественные и искусственные леса, группировки сегетальных сорняков.

Объектом исследований многих авторов были лесные сообщества отдельных районов ЧССР. В результате этих работ выявлены эдафические связи определенных ассоциаций и субассоциаций приручьевых ольшаников западной Чехословакии, буковых и грабовых лесов Малых Карпат (**З. Нойхойзлова-Новотна**, 1971, 6/4, с. 337—368; 1975, 10/2, с. 131—155), грабовых и липово-грабовых лесов Центральной и Северной Моравии (**Р. Нойхойзл и З. Нойхойзлова-Новотна**, 1972, 7/3, с. 225—258), лесов Чешского горного массива и Западных Карпат (**Я. Моравец,** 1974, 9/2, с. 113—152), кленовых и кленово-ясеневых лесов долин горных рек Моравии (**М. Хузова**, 1973, 8/4, с. 341—366). Р. Нойхойзл и З. Нойхойзлова-Новотна (указанные выше работы) не только установили связь изученных ими лесных ассоциаций с определенными типами почв, но и пришли к выводу, что наибольшее значение с экологической точки зрения имеют физические и химические свойства гумусового горизонта почвы. Содержание элементов питания растений в нижележащих почвенных горизонтах, напротив, не оказывает заметного влияния на флористический состав исследованных сообществ.

Э. Хадач (1975, 10/4, с. 351—356) характеризует растительный покров вырубок и лесных дорог на юго-востоке Норвегии, где описана новая ассоциация Rubo-Pteridium aquilini.

История растительности

Этапы формирования современного растительного покрова рассматриваются в работах **Э. Рыбничковой, К. Рыбничка и В. Янковской** (1975, 10/2, с. 157—178 и см. ссылки ниже). Эти исследователи применяли единую методику (анализ макроскопических остатков, спор и пыльцы) в разных районах Чехословакии. На большом материале они показали в историческом плане последствия антропогенных воздействий на естественный растительный покров, установив время и характер смен коренных растительных сообществ вторичными.

Анализ раннеголоценовых отложений центральной части Отавских предгорий Шумав, проведенный **Э. Рыбничковой** (1973, 8/2, с. 117—142), позволил уточнить историю лесных ландшафтов этой территории. Здесь в прошлом естественные климаксовые лесные сообщества были образованы пихтой, елью и березой; примесь более термофильных видов (дуб, липа, вяз и др.) была ничтожной. Интенсивное заселение и освоение района, начавшееся в XII в., сопровождалось массовым сведéнием лесов. В результате антропогенных воздействий в современном растительном покрове почти полностью исчезли индикаторные виды прежде существовавших здесь первичных березово-пихтовых лесов.

Историю сельскохозяйственного освоения земель в окрестностях г. Вракова (юго-восточная Чехия) рассматривают в другой своей работе **К. Рыбничек и Э. Рыбничкова** (1972, 7/3, с. 285—308). До самого конца атлантического времени эта территория была сплошь покрыта лесами. Первые следы поселений человека и его сельскохозяйственной деятельности прослеживаются с конца атлантического периода. Выделены 5 этапов сельскохозяйственного освоения земель:

1) неолитический и энеолитический — человек, по-видимому, занимался лишь скотоводством, используя для выпаса скота леса; земледелие было сконцентрировано на небольших участках возле поселений и не оказывало заметного влияния на окрестные леса;

2) бронзовый век — человек начал сокращать площадь, покрытую лесом, так как экстенсивное земледелие стало преобладать над скотоводством; необрабатываемые земли, вероятно, использовались под пастбища;

3) железный век, римский период и время великого переселения народов — площадь обрабатываемых земель значительно увеличилась; по-видимому, именно в это время были вырублены леса на наиболее плодородных почвах; среди культивируемых растений по-прежнему преобладали хлебные злаки, но уже выращивались конопля, виноград, грецкий орех;

4) начало средневековья — сеть поселений расширилась, а сведение дубово-грабовых и ясенево-пихтовых лесов продолжалось уже и на менее плодородных почвах; площадь полей и пастбищ увеличивалась, сельскохозяйственное освоение охватывало все новые и новые территории, земледелие все еще оставалось экстенсивным;

5) конец средневековья — появилось интенсивное земледелие, ассортимент культурных растений пополнился гречихой, конопля стала одной из основных культур; сохранившиеся к этому времени леса использовались под выпас скота.

На основе анализа позднеголоценовых отложений центральной части предгорий массива Шумав **К. Рыбничек** и **Э. Рыбничкова** (1974, 9/1, с. 45—70) пришли к заключению, что здесь до XIII—XIV, а на некоторых участках до XVIII—XIX вв. были распространены сырые ольшаники, которые в результате рубок и других видов хозяйственного воздействия постепенно сменялись заболоченными лугами — сначала полуестественными, а позднее культурными. При этом одни компоненты травяного покрова исходных ольшаников (*Scirpus silvaticus*, *Glyceria fluitans*, *Carex* spp.), быстро захватывая территорию, становились доминантами, другие (*Caltha palustris*, *Cardamine pratensis*, *Rumex acetosa*, *Cirsium* spp., *Filipendula ulmaria*) оставались на положении ингредиентов, а третьи (*Ranunculus repens*, *Urtica dioica*, *Solanum dulcamara*) полностью выпадали из травостоя.

Историю распространения (от суббореального периода до наших дней) основных древесных растений-лесообразователей на западном склоне Чешско-Моравской возвышенности проследила **В. Янковская** (1971, 6/3, с. 281—302). Первичными лесными сообществами этого района были ольшаники (так же как и в центральной части Шумав), широко распространенные в суббореальный и ранний субатлантический периоды. В начале позднего субатлантического периода приручьевые ольшаники начали вырубаться.

Пихта и бук в начале субатлантического периода также были в числе основных лесообразователей. В XVI—XVII вв. под влиянием хозяйственной деятельности человека бук начал исчезать, и уже к концу XVIII в. роль его в составе древостоев стала незначительной. Интенсивное истребление пихты началось в середине XIX в. и привело к почти полному ее исчезновению. В это же время на месте вырубаемых пихтарников начали создаваться культуры ели; это древесное растение стало занимать все большие площади, сохранив до настоящего времени положение одного из основных лесообразователей. Дуб, который в суббореальном периоде местами также выступал в роли лесообразователя, в начале субатлантического периода стал вытесняться буком. К концу субатлантического периода он выпал из состава древостоев в результате конкуренции с другими видами деревьев и под влиянием рубок. Липа, в далеком прошлом входившая в состав многих смешанных древостоев, постепенно исчезла в результате угнетения буком и, кроме того, вырубалась. Ясень в исследуемом районе был наиболее широко распространен в середине раннего субатлантического периода, но впоследствии в связи с вырубкой лесов начал исчезать. В суббореальный период сосна в этом районе встречалась лишь в небольшом количестве. Береза произрастала рассеянно, образуя незначительную примесь в лесных сообществах с господством других деревьев, но после вырубки пихтарников стала расселяться массово, образуя чистые древостои. Граб проник на рассматриваемую территорию в первой половине раннего субатлантического периода; обычно он лишь примешивался к другим лесообразователям, но местами на склонах долин встречались и чистые грабинники.

Синантропизация растительного покрова

Чехословацкие ботаники не только констатируют появление и распространение на территории страны пришлых (иноземных, инорайонных) видов растений, но и разрабатывают многие теоретические проблемы, связанные с миграцией растений, обогащением естественных растительных сообществ синантропными видами и вопросами классификации синантропных растительных сообществ.

С. Хейны и **В. Елик** (1972, 7/1, с. 91—93) предприняли попытку подразделить антропохорные растения на 3 группы. Монохемерохорные виды — узкоспециализированные засорители строго определенных культур — проникают с засоренным посевным материалом или сырьем. Олигохемерохорные виды менее специализированы, каждый из них может быть связан уже не с одним, а с несколькими (но немногими) культивируемыми видами, которым они сопутствуют. Полихемерохорные виды осваивают наиболее широкий спектр новых местообитаний, попадая туда самыми различными способами, они связаны со многими культивируемыми видами и разнообразными растительными сообществами. Предлагаемая терминология отражает особенности появления и распространения пришлых видов в новых для них условиях. В другой работе (1974, 9/3, с. 241—248) эти же авторы рассматривают основные пути миграции адвентивных растений на территорию Чехословакии, причем в понятие «пути миграции» в отличие от других исследователей они вкладывают более широкий смысл, связывая его не только с хорологией, но и с экологией, генетикой, историей, географией и экономикой. Хейны и Елик приходят к выводу, что формирование местных адвентивных флор зависит не только от биологии и экологии пришлых видов растений, но и от географического положения страны, степени развития ее экономики и ряда других факторов. Выделенные этими авторами несколько раньше основные пути миграции адвентивных растений в ЧССР (восточный, лабский, паннонский) рассматриваются в этой публикации более подробно, причем разбор их сопровождается многочисленными примерами.

Анализу путей миграции посвящена и работа **К. Копецкого** (1971, 6/3, с. 303—320), который подразделяет более или менее постоянные пути расселения синантропных растений на три «линии миграции»: 1) водные (по рекам и их долинам), 2) железнодорожные; 3) дорожные (по автомобильным, конным и пешеходным дорогам и тропам). Линии миграции рассмотрены на примере долины р. Студеный Поток и прилегающей территории. Особо подчеркивается, что отнесение отдельных видов растений-мигрантов к той или иной группе должно быть основано на анализе путей миграции; для каждого района и каждого высотного пояса набор входящих в эту группу видов будет различным. Например, виды, широко распространенные на равнинах, в условиях высокогорий бывают связаны лишь с поселениями человека. В другой статье **К. Копецкий** (1974, 9/4, с. 329—340) высказывает критические замечания по синтаксономии некоторых сообществ нитрофильных апофитов. Он возражает против практикуемого многими авторами отнесения апофитов и неофитов к числу «характерных видов» определенных ассоциаций. По его мнению, понятия «апофит» и «характерный вид» исключают друг друга. Апофиты по-разному ведут себя и в различных районах, и в разных типах антропогенных сообществ, причем у каждого вида-апофита имеется по меньшей мере два ценотических оптимума: оптимум в естественных сообществах, в которых он сформировался, и оптимум в антропогенных сообществах, где присутствие его вторично. Копецкий считает, что сообщества апофитов вообще нельзя рассматривать как ассоциации в понимании Браун-Бланке и что для таких сообществ должна быть разработана принципиально новая классификация.

Сообщества сегетальных сорняков горных районов северной Словакии исследовали **Х. Пассарге** и **А. Юрко** (1975, 10/3, с. 225—264), описав несколько новых ассоциаций. На основании 200 геоботанических описаний выделены эколого-ценотические группы видов. Использовались пробные площади размером по 100 м^2, покрытие оценивалось по 6-балльной шкале Браун-Бланке.

Обзор помещенных в журнале материалов показывает, что геоботанические исследования в ЧССР развертываются широким фронтом. Опубликованные за последние годы работы в их большей части основаны на результатах тщательно собранного (в Чехословакии, других странах Восточной Европы, а иногда и в более удаленных странах) и обработанного фактического материала; для них характерен высокий теоретический и методический уровень. Углубляется и совершенствуется методика изучения растительных сообществ, причем наблюдается тенденция преодоления формального подхода к выделению растительных ассоциаций и других фитоценологических подразделений, а также к большей экологизации ряда фитоценологических представлений. По-видимому, непропорционально мало освещаются в журнале результаты проводимых в ЧССР интересных работ в области географии и картографии растительности. Хотя от внимания чехословацких геоботаников не ускользают такие «классические» направления исследований, как закономерности распределения растительных сообществ и их связь с факторами среды, больший прогресс наблюдается в новых направлениях: изучение продуктивности растительных сообществ, выяснение сущности процессов синантропизации естественного растительного покрова.

П. Л. Горчаковский, Н. В. Пешкова.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР,
Свердловск.

Получено 17 I 1977.

УДК (211—17) 581.526.533 (571.511)

М. Абуталыбов, В. Гаджиев. Растительный покров Азербайджана. Баку, «Ишиг», 1976, 48 с., 105 цв. илл. Ц. 1 р. 38 к.

M. ABUTALYBOV, V. GAJIEV. VEGETATION OF AZERBAIJAN

Рецензируемое издание состоит всего лишь из 48 страниц большого формата и представляет собой краткий очерк растительности Азербайджана. Текст написан на азербайджанском, русском и английском языках. Отличительной особенностью книги является обилие хороших цветных иллюстраций. Это позволяет рассматривать издание как альбом цветных фотографий с сопроводительным текстом и подписями к ним (также на трех языках).

Флора и растительность республики давно и очень обстоятельно изучаются не одним поколением ботаников, имена которых вошли в мировую научную литературу. Богатство литературных источников и личное знакомство с растительным миром республики позволили авторам в кратчайшем изложении показать его разнообразие и самобытность.

Как пишут авторы, на сравнительно небольшой территории (86.6 тыс. км^2) сосредоточено 4200 видов сосудистых растений, относящихся к 124 семействам и 930 родам. Флора богата третичными реликтами (*Parrotia persica*, *Albizzia julibrissin*, *Quercus castaneifolia*, *Diospyros lotus*, *Zelkova*, *Ruscus*, *Buxus*, *Ilex* и др.). Богата республика и эндемичными растениями, их насчитывается 370 видов.

В Азербайджане ярко выражена вертикальная поясность растительности — от интразональной водно-болотной и тугайных лесов низменностей и речных долин к полупустынным сообществам равнин и предгорий, горным степям, субальпийским и альпийским лугам и чрезвычайно разнообразным горным лесам.

В книге помещены красочные фотографии зарослей *Nelumbium caspicum*, *Juncus littoralis*, *Equisetum majus*, *Arundo donax*; бугристых песков с *Calligonum petunnikowii*, *Nitraria schoberi*; солончаков с *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium caspicum*, *Halostachys caspica*, *Suaeda dendroides*; полупустынь с *Artemisia fragrans*, *Salsola ericoides* и др.

Представлены фотографии бородачевой (*Botriochloa ischaemum*) и типчаковой (*Festuca rupicola*, *F. sulcata*) степей; трагакантового нагорья с *Astragalus andreji* и *Atraphaxis spinosa*. На них показаны отдельные деревья и лесные сообщества грецкого ореха, каштана, железного дерева, дзельквы, гледичии, самшита, ленкоранской акации, дубово-грабовых, липовых и своеобразных тугайных лесов.

Очень красочны снимки субальпийских и альпийских лугов, плантаций казанлыкской розы и каштановых садов в Закатальском районе, а также горных рек, озер и водопадов в обрамлении живописной растительности. В целом текст и фотографии оставляют хорошее впечатление и обогащают представление о растительности Азербайджана, вызывая желание все это увидеть своими глазами.

Но некоторые детали оформления издания вызывают недоумение. На титульном листе фамилии авторов помещены ниже заглавия, как будто это не авторы, а редакторы, причем они приведены только на одном, азербайджанском, языке.

В русском тексте в некоторых местах печать слепа, имеются опечатки и неудачные выражения. К последним относится «пестроцветные растения» (страница 16, столбец 1, строка 12 снизу). Можно говорить о пестроцветном растительном покрове, травостое, но не о растениях. Там же (столбец 3, строки 8 и 15 сверху) написано «караганная полупустыня» и «в караганном сообществе» вместо «карганная» и «карганном», так как речь идет не о *Caragana*, а о *Salsola dendroides*. Вместо «с истреблением кустарника под виноградником» (страница 18, столбец 3, строка 25 сверху) должно быть «под виноградники». Не выдержана транскрипция латинских названий — то с авторами в подписях к рисункам (но не всюду, например: *Hedera helix* — с. 34 и *Trifolium campestre* на с. 45 приведены без указания автора), то без них — в тексте.

Наши незначительные замечания не влияют на высокую оценку альбома, его красочных фотографий и интересного текста.

Такие книги послужат хорошей пропагандой идей охраны природы, в данном случае сохранения уникальной растительности многих уголков Азербайджана.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 III 1977.

УДК 0.19.941 : 58

Progress in Botany: Morphology, Physiology, Genetics, Taxonomy, Geobotany. Fortschritte der Botanik: Morphologie, Physiologie, Genetik, Systematik, Geobotanik. Eds. H. Ellenberg, K. Esser, H. Merxmüller, E. Schnepf, H. Ziegler. Vol. 38. Berlin, Springer, 1976, S. I—XVIII, 1—377. DM. 120. (**Прогресс в ботанике:** морфология, физиология, генетика, таксономия, геоботаника. Т. 38, 1976)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Очередной том широко известного обзорно-библиографического издания сохраняет те особенности, которые он приобрел, начиная с 36 тома; о них уже шла речь на страницах «Ботанического журнала». Книга состоит из 28 отдельных обзоров, посвященных различным разделам ботаники. 21 обзор написан на английском языке, 7 — на немецком. Сгруппированы они в пять постоянных отделов, названия которых вынесены на титульный лист. Дальнейшая рубрикация варьирует от тома к тому, поскольку названиями рубрик являются заглавия обзоров, а наборы последних различны в разных томах. Поэтому целесообразно рассказать о них и в настоящей рецензии.

В отделе «Морфология» один обзор, как и в 37 томе, посвящен вопросам общей и молекулярной цитологии, а два — частной цитологической тематике (морфологии прокариотических клеток и морфологии эвкариотических клеток водорослей). В 37 томе рассматривались вопросы специальной цитологии клеток грибов и высших растений. В двух обзорах 38 тома, как и в предыдущем, речь идет о морфологии вегетативных и репродуктивных органов высших растений.

Значительно отличается от 37 тома отдел «Физиология». Здесь восемь из девяти обзоров — «Растительные лектины (фитогемаглютины)», «Минеральный метаболизм. Транспорт на короткое и длинное расстояние», «Биохимические и физиологические аспекты углеродного метаболизма», «Метаболизм органических кислот», «Метаболизм неорганических азотных соединений», «Метаболизм органических соединений азота. Ассимиляция аммония микроорганизмами и растениями», «Вторичные вещества растений. Монотерпены», «Рост» — отсутствуют в последнем. Только один («Физиология развития») был в 37 томе.

В отделе «Генетика» два обзора — «Генетический контроль размножения» и «Популяционная генетика» — относятся к новой тематике, а три — «Мутации», «Внеядерная наследственность», «Функция генетического материала» — были представлены и в 37 томе.

В отделе «Таксономия» помещены обзоры, посвященные систематике и филогении грибов, а также систематике лишайников, мхов и папоротникообразных. Эти четыре обзора продолжают тематику 36 тома, пятого же (систематика водорослей) не было в двух последних томах.

Отдел «Геоботаника» представлен четырьмя обзорами. Тематика трех из них — «Учение об ареалах и флорах», «История флоры и растительности в четвертичном периоде», «Экспериментальная экология» — совпадает с тематикой 37 тома. Один обзор — «Наука о растительности. Социологическая геоботаника» является новым (в 37 томе была «Экологическая геоботаника»).

Авторами всех обзоров являются крупные специалисты соответствующих областей ботаники. Подавляющее большинство их работает в ФРГ, трое — в Западном Берлине, два — в ГДР, по одному — в Англии и Швейцарии.

Это справочное издание давно уже заслуженно завоевало высокую репутацию среди ботаников всего мира как источник объективной информации о самых существенных новинках ботанической литературы. Рецензируемый том вполне отвечает этой прочно сложившейся оценке.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.4

Applied and fundamental aspects of plant cell, tissue and organ culture. Ed. by J. Reinert and Y. P. S. Bajaj. Berlin, Springer, 1977, S. I—XVIII, 1—803, 181 ill. DM. 190 **(Прикладные и фундаментальные аспекты культуры растительной клетки, ткани и органа)**

D. V. LEBEDEW. (A REVIEW)

Новейшие достижения в области культуры растительных клеток и тканей in vitro делают ее одной из наиболее динамичных «точек роста» современной ботаники. Метод культуры клеток и тканей все шире и эффективнее применяется для решения многих важнейших вопросов ряда ботанических дисциплин. К нему обращаются физиологи и биохимики, анатомы и эмбриологи, генетики и цитологи, радиобиологи и фитопатологи. Уже на данном этапе он показал свою действенность в решении многих практических задач растениеводства — в декоративном садоводстве, плодоводстве, овощеводстве, лесном хозяйстве и др. Интенсивно исследуются возможности использования культуры клетки в селекции растений.

Рецензируемая книга не ставит своей целью систематическое изложение современного состояния проблемы культуры клеток и тканей, да, вероятно, это и невозможно, настолько разнообразно, многопланово применение этого метода в фундаментальных и прикладных разделах ботаники. Однако в ней представлен очень широкий круг исследований, причем особое внимание уделено наиболее актуальным аспектам проблемы, не только таким, где уже получены весьма ощутимые результаты, но и тем, работы по которым носят еще сугубо поисковый характер.

В книге опубликованы 34 статьи, написанные 49 авторами из Англии, Бельгии, Бразилии, Дании, Западного Берлина, Израиля, Индии, Италии, Канады, Нидерландов, Новой Зеландии, Сингапура, США, Фиджи, Франции, ФРГ, Швеции, ЮАР, Японии. Уже сам этот перечень свидетельствует о широком международном размахе исследований по культуре клеток и тканей. Среди авторов нет представителей советской ботаники, но их работы цитируются в списках литературы, хотя и очень неполно. В частности, отсутствует ссылка на последнюю монографию Р. Г. Бутенко «Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений» (1975). Более ранняя ее монография «Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений» цитируется по английскому переводу (1968).

Материал книги разбит на семь частей.

Первая часть посвящена регенерации растений, их вегетативному размножению и клонированию и состоит из 10 статей. В них речь идет о применении культуры клеток и тканей в улучшении культивирования сахарного тростника, в размножении декоративных травянистых растений (в особой статье рассматривается размножение орхидей в коммерческих целях), в разведении цитрусовых, в лесном хозяйстве, в селекции кофейного дерева, в разведении земляники. Здесь же рассмотрены исследования по культуре тканей зерновых злаков и по культуре семяпочек хлопчатника. Специальная статья посвящена общим вопросам регенерации растений в культуре тканей. Список литературы к этой части содержит около 1000 названий, некоторые из них повторяются в списках, приложенных к другим частям.

Четыре статьи второй части посвящены культивированию in vitro гаплоидных (в том числе моноплоидных) растений. Получение абсолютно гомозиготных растений методом андрогенеза сулит заманчивые перспективы для генетиков и селекционеров, и сюда все больше и больше привлекается внимание последних. Но для выхода этих работ в повседневную практику селекционера еще далеко — на повестке дня решение ряда сложных методических вопросов. Список литературы к этой главе насчитывает около 300 названий.

Третья часть, включающая 6 статей, специально посвящена вопросам цитологии, цитогенетики и селекции растений. Здесь идет речь о цитогенетических аспектах клеточной дифференциации, амплификации ДНК, культуре зародышей, получении триплоидных растений методом культуры эндосперма, опылении и оплодотворении растений in vitro, о проблеме половой несовместимости, играющей важную роль в гибридизации растений. В списке литературы к этой части свыше 500 названий.

Четвертая часть состоит из 5 статей, предметом которых являются вопросы изоляции и культивирования протопластов, соматической гибридизации растений и генетической инженерии in vitro. Особое внимание уделено пересадке хлоропластов и включению в клетки зеленых растений бактериальных систем, управляющих фиксацией атмосферного азота. Исследования, которые описаны в этой части, только начинаются и являются поисковыми. Здесь еще очень много предстоит сделать. Список литературы содержит 350 работ.

Фитопатологическим проблемам посвящены 3 статьи, объединенные в пятую часть. В них излагаются результаты исследований, целью которых было получение растений, свободных от возбудителей вирусных заболеваний, наносящих огромный вред многим отраслям растениеводства. Здесь цитируется свыше 250 работ.

Шестая часть, также включающая 3 статьи, раскрывает проблему получения вторичных растительных веществ в культуре тканей. Исследования, посвященные этой проблеме, имеют не только теоретическое значение, помогают глубже проникнуть в процессы биосинтеза, осуществляемые в растительной клетке, они перспективны и в практическом отношении, в первую очередь в фармации. Список литературы содержит свыше 300 библиографических работ.

Седьмая часть состоит из 3 статей, которые нельзя было поместить ни в одну из предшествующих. Первая из них посвящена изозимам, вторая — радиобиологии растительной клетки в культуре, третья — ее криобиологии в связи с возможностью создания банка генов. В этой части цитируется около 300 работ.

В конце книги помещен предметный указатель.

В целом рецензируемый труд является ценнейшим источником информации о современных достижениях в области культуры клеток, тканей и органов растений и о тенденциях развития научных исследований. Большое внимание, которое уделяется во всех статьях методическим вопросам, и обилие литературных ссылок делают ее особенно ценной. Несомненно, что знакомство с ней будет стимулировать расширение и углубление работ в этом направлении и в нашей стране. Желателен перевод книги на русский язык.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1977.

УДК 019.941 : 581.55 : 0001.2 (574.2)

Биогеоценотические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия.
Отв. ред. А. А. Роде. М., «Наука», 1974, 360 с.

L. E. RODIN. (A REVIEW). BIOGEOCOENOTIC BASES OF RECLAMATION OF NORTH CASPIAN SEMI-DESERT

Джаныбекский стационар Лаборатории лесоведения АН СССР, недавно отпраздновавший свое 25-летие (1950—1975 гг.), известен научной общественности как образец выполнения комплексных исследовательских работ, при проведении которых теоретическая разработка проблем сочетается с решением практических задач.

Монография «Биогеоценотические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия», подводящая итоги двадцатилетних (1950—1970 гг.) исследовательских и опытных работ, является примером рационального научного подхода к преобразованию естественных биогеоценозов полупустыни Северного Прикаспия.

Монография составлена на основании материалов, собранных большим коллективом исследователей разных специальностей, которые удачно использованы авторами, что обеспечило внутреннее единство книги. Она может служить эталоном для обобщения результатов коллективных исследований.

Авторы во Введении указывают, что биогеоценологический подход в этом труде осуществлен не полностью (отсутствуют материалы по микробиологии, физиологии, наземным и почвенным беспозвоночным, микроклимату и т. д.), однако приведенные материалы представляют исключительную ценность для биогеоценологов; монографию по праву можно отнести к разряду биогеоценологических работ. Это обеспечено тем, что научное руководство работами Джаныбекского стационара осуществлялось такими крупными учеными, как академик В. Н. Сукачев, академик ВАСХНИЛ И. В. Ларин, и особенно большая роль в руководстве всеми этими исследованиями принадлежит редактору и одному из авторов этой книги профессору А. А. Роде.

Первая глава книги содержит обзор естественных природных биогеоценозов, т. е. характеризуется фон, на котором производились экспериментальные работы. При небольшом объеме этой главы в ней дается ясное представление о погодных условиях, водном и солевом режимах почв, микрорельефе и растительности, водном режиме растений. Хороший язык, четкость изложения, удачное объединение материала делают ее очень содержательной. В качестве критического замечания можно указать следующее: авторы, ссылаясь на мнение В. А. Ковды (1950) и А. А. Роде (1953), считают, что микрорельеф, столь характерный для описываемого района, является результатом двух одновременно протекающих противоположных процессов — проседания с образованием западин и вспучивания, дающего микроповышения. Однако на самом деле образование микрорельефа, а отсюда и комплексности растительного покрова Прикаспия явление более сложное, обусловленное многочисленными причинами. Этому вопросу в нашей литературе посвящены многие позднее опубликованные обстоятельные работы.

Во второй главе описаны опытные участки с древесно-кустарниковыми насаждениями и посевами сельскохозяйственных культур. Приводится история создания опытных насаждений, излагаются задачи каждого опыта, указываются причины различных реконструкций, которым подвергались посадки за период их существования.

Главы третья, четвертая и пятая посвящены мелиорации почв солонцового комплекса, изменению их физических свойств, водного и солевого режимов под влиянием созданных культурных биогеоценозов. В них заключена исключительно богатая информация, весьма ценная для экологов, агролесомелиораторов, почвоведов, гидрологов.

Непрерывность и длительность сбора материалов по глубоко продуманной методике обеспечили разработку метода, или вернее системы, мелиорации солонцов с применением плантажной вспашки в сочетании с дополнительным увлажнением за счет снегонакопления. Этим достигается улучшение водно-физических свойств мелиорируемых почв, в первую очередь солонцов, что способствует их рассолению и повышает влагообеспеченность растений. Этот метод является весьма перспективным в богарных условиях Северного Прикаспия.

Шестая глава содержит большой фактический материал по росту и развитию древесных и кустарниковых растений, рассматриваемый во взаимосвязи с солевым и водным режимами почв и их изменениями. Следует подчеркнуть высокую научную ценность материалов, посвященных корневым системам, которые рассматриваются в возрастной динамике древесных пород. Кроме обычных раскопок, были осуществлены опыты по изоляции корневых систем. Многочисленные, хорошо выполненные рисунки корневых систем растений делают этот раздел документально обоснованным. Следует отметить, что здесь прослеживается теснейшая связь исследований по росту и развитию древесных культур с экологическими условиями и их изменением под влиянием растительности.

Мне лично, хорошо знающему тяжелые природные условия полупустыни (воистину отвечно безлесной!) и повидавшему Джаныбекский стационар в 1975 г., да и каждому, посещавшему Прикаспийскую низменность, картина могучих — высотой 7—9 м — лесных полос из вяза и других древесных пород, выращенных на солонцах, может казаться почти невероятной, особенно если иметь в виду, что эти полосы созданы без орошения, а лишь при разумном перераспределении факторов природной среды, которая без вмешательства человека может обеспечить существование только жалких пустынных полукустарничков.

Седьмая глава посвящена формированию в полупустыне Северного Прикаспия в богарных условиях сложных культурных биогеоценозов из древесно-кустарниковых снегонакопительных кулис и посевов сельскохозяйственных культур в межкулисных пространствах. Создание этих агроценозов рассматривается в тесной связи с природной обстановкой, преобразуемой в процессе освоения.

Уместно указать, что урожаи зерна яровой пшеницы на межполосных участках достигали даже в засушливые годы 15—17 ц/га, что в 3—5 раз превышало урожаи на почвах солонцового комплекса, не подвергавшихся мелиорации в соседних колхозах и совхозах.

В заключительной, восьмой главе подводятся итоги исследований. В ней показано, что задача преобразования естественных полупустынных биогеоценозов успешно решена коллективом ученых Джаныбекского стационара.

Рассматривая в целом комплекс работ, проведенных Джаныбекским стационаром и отраженных в многочисленных публикациях (сотрудниками стационара опубликовано более 200 работ), необходимо отметить, что этими многолетними исследованиями решена проблема, связанная с преобразованием территории полупустыни Северного Прикаспия.

Ее решение заключается как в создании новых культурных древесных ценозов, долголетнее существование которых и положительное влияние на природу убедительно показано в рецензируемой монографии, так и в рациональном использовании естественных кормовых угодий, на что было обращено большое внимание в первое десятилетие работы стационара. Итоги этого цикла были подведены в книге Т. К. Гордеевой и И. В. Ларина «Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства (на примере Джаныбекского стационара)» (М.—Л., «Наука», 1965). В этой работе, так же как и в рецензируемой монографии, сведены большие материалы по рациональному использованию естественной растительности путем установления пастбищеоборотов, применения удобрений и посева культурных трав. Следует отметить, что смесь житняка и костра безостого с эспарцетом или люцерной в межполосных участках давала урожай сена до 40 ц/га и более, а в целинной полупустыне урожай составлял 8.4 ц/га (с колебаниями от 4.7 до 12.9 ц/га).

В конце книги на основании многолетних работ стационара высказываются очень ценные соображения в связи с большими, уже начавшимися работами по орошению засушливых территорий Прикаспийской низменности. Авторы подчеркивают, что сложность природной обстановки заставляет проявлять чрезвычайную осторожность при применении орошения в связи с опасностью ирригационного засоления. Даются рекомендации, при выполнении которых можно избежать этого нежелательного явления.

Рецензируемая монография являет образец плодотворного биогеоценологического подхода к решению практической задачи по мелиорации и сельскохозяйственному освоению очень сложной и трудной территории комплексной полупустыни Северного Прикаспия. В процессе этого освоения создаются новые искусственные биогеоценозы, значительно более продуктивные, чем естественные, что позволяет рационально использовать в общем неблагоприятные природные условия, а это отвечает задачам по мелиоративной обработке солонцовых почв и по развитию «исследований, открывающих принципиально новые пути и возможности для преобразования производительных сил страны», что записано в «Основных направлениях развития народного хозяйства СССР на 1976—1980 гг.».

Можно не сомневаться, что рецензируемая монография займет место в ряду классических произведений отечественной биогеоценологии.

Л. Е. Родин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VII 1977.

УДК 019.941 : 581.84 : 0001.2

О НЕКОТОРЫХ АНАТОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ПРИКЛАДНОГО НАЗНАЧЕНИЯ

(по работам Киевского научно-исследовательского института судебной экспертизы)

P. B. RASKATOV. (A REVIEW). ON SOME ANATOMICAL INVESTIGATIONS OF APPLIED PURPOSES (BASED ON THE WORKS OF KIEV RESEARCH INSTITUTE FOR JUDICIAL EXPERTISE)

С тех пор как было установлено, что анатомические структуры могут достаточно достоверно характеризовать видовую принадлежность того или иного растительного материала, данные анатомии растений стали использоваться для решения ряда практических вопросов. Постепенно развиваясь и совершенствуясь, анатомический анализ стал одним из полноправных методов в фармакогнозии, товароведении и криминалистике. В частности, в криминалистической практике находит широкое применение исследование микроскопической структуры различных объектов растительного происхождения с целью идентификации предметов, служащих вещественными доказательствами. Обычно на экспертизу представляются не целые растения, а их части — листья, семена или плоды, кусочки древесины или коры деревьев и т. п. Перед экспертами или специалистами, привлекаемыми к расследованию преступлений, ставится вопрос о принадлежности предъявленного образца к определенному виду растения или об идентичности образцов, собранных в ходе предварительного следствия.

Конечно, если образцы, предъявляемые эксперту или специалисту, содержат достаточную информацию (имеют необходимые размеры, хорошую сохранность и т. п.), задача их идентификации в большинстве случаев не представляет значительных трудностей; тогда при тщательном анализе материала легко удается точно определить вид или хотя бы род растения, которому принадлежат исследуемые образцы, установить их идентичность.

Однако чаще на экспертизу предъявляются лишь мелкие частицы того или иного органа или даже отдельных тканей растения — кусочки эпидермы, древесины, коры. Естественно, что набор диагностирующих признаков при этом оказывается суженным, а задача эксперта осложняется.

Экспертиза растительного материала сравнительно проста, если имеются атласы, содержащие подробные описания и детальные изображения тканей или других элементов структуры растений. В этом отношении наиболее благополучно положение с древесиной: в литературе, как зарубежной, так и отечественной, имеется несколько достаточно полных атласов древесин, содержащих не только описания и изображения микроскопической структуры древесины, но и ключи для определения ее видовой принадлежности. К сожалению, сведения о структуре других тканей большей частью отрывочны, рассеяны по разным источникам и имеются только в некоторых старых, недоступных для широкого использования зарубежных монографиях. Практика криминалистической и товароведческой экспертизы настоятельно требует издания полноценных справочных пособий. Эта работа еще только началась, еще предстоит ее развертывание, поэтому, очевидно, полезно рассмотреть уже выявившиеся достоинства и недостатки.

Перед нами несколько работ, вышедших в Киеве в 1969—1975 гг. Все они выполнены в Киевском научно-исследовательском институте судебной экспертизы. Наиболее крупной является работа Т. Г. Бордонос и Д. С. Рудич (1970). Это пособие для судебных экспертов представляет собою атлас. В нем даны описания микроструктуры древесины и изображения (в трех плоскостях срезов) около 80 видов лиственных и хвойных деревьев и кустарников (некоторые кустарники описаны в объеме рода). В описания структуры включены характеристики всех элементов древесины — сосудов, лучей, волокон — в объеме, принятом в древесиноведении. Внимательный анализ исследуемых образцов безусловно позволит эксперту с помощью указанных описаний и микрофотографий правильно определить видовую принадлежность объекта.

Следует сказать, что изображения (микрофотографии) за некоторыми исключениями удачны как по подбору достаточно типичных и показательных участков для съемки, так и по техническому их выполнению на бумаге. Атлас, вне сомнения, способствует правильному определению древесины по их мелким частицам, и в этом его несомненное достоинство.

Нам представляется, что путь эксперта к решению поставленных перед ним вопросов стал бы значительно более легким и безошибочным, если бы атлас был снабжен ключами для определения видов деревьев, построенными по общеизвестному дихотомическому принципу или в форме таблиц, как, например, это было удачно сделано в определителях древесин А. Ф. Гаммерман и др. (1946) и В. Е. Вихрова (1959). Следует помнить, что атлас такого типа — не монография, а практическое пособие, и поэтому необходимо заботиться о том, чтобы пользоваться им было легко, удобно, а поставленная цель достигалась бы по возможности быстро. Ключи безусловно были бы здесь очень полезны.

Можно сделать некоторые замечания о подборе видов. Вряд ли так необходимо включение в атлас кустарника дерезы *Lycium* L. или кедра ливанского (учитывая ограниченность его ареала), и в то же время пропущена пихта белая — одна из лесообразующих хвойных пород Украины.

Существенным недостатком этого атласа является также то, что авторы приводят ксилотомические описания конкретного вида, не упоминая, что эти характеристики за редкими исключениями относятся к группе видов или даже ко всему роду. Поэтому эксперты, использующие данное пособие и не имеющие достаточных знаний в анатомии древесины, почти любой вид ели определят как *Picea excelsa*, а вид ясеня — как *Fraxinus excelsior*.

К достоинствам атласа следует отнести вводную главу, в которой описаны основные микроскопические признаки древесины. Особое внимание авторы с полным основанием уделили методам исследования обугленной древесины: образцы углей — обычные объекты биологической экспертизы, используемые в практической криминалистике (а также, добавим, в археологии).

Рассматриваемое пособие выполнено на высоком научном уровне, и цели, которые стояли перед его авторами, нужно признать достигнутыми.

Аналогичного пособия, позволяющего определять частицы древесной коры, так же часто предъявляемые на экспертизу, нет, хотя определение видовой принадлежности коры в силу большой разнородности ее строения представляет значительные трудности.

Одной из первых попыток заполнить существующий вакуум является работа, выполненная теми же авторами несколько ранее (Бордонос, Рудич, 1969). В этой работе кратко описано строение коры деревьев, относящихся к 12 родам. Авторы правы в своем утверждении, что наиболее характерные признаки структуры коры находятся в ее лубяной части и наиболее полно они выявляются на поперечных срезах. Поэтому описания структуры коры дополнены изображениями именно поперечных срезов луба и даны не микрофотографии, а схематические рисунки (в отличие от того, что дано в работе тех же авторов 1970 г.). Следует сказать, что для характеристики коры в ряде случаев рисунки действительно предпочтительнее фотографий. Дело в том, что необходимость охватить возможно бо́льшую площадь среза вынуждает отказаться от больших увеличений и, следовательно, на фотографиях детали получаются слишком мелкими. На схематическом рисунке всегда есть возможность избежать этого, а главное — выделить наиболее характерные элементы структуры. Поддерживая авторов, выбравших именно такой путь объяснения описаний, мы вместе с тем вынуждены сделать некоторые замечания.

Общеизвестно, что работы прикладного характера также должны выполняться на высоком научном уровне. К сожалению, рассматриваемая работа не отвечает этому требованию, причем это касается прежде всего очень существенной стороны дела (особенно важной в работах такого рода) — обозначений на рисунках структурных элементов объекта. Просматривая все 12 рисунков, с удивлением констатируешь отсутствие в лубе ситовидных трубок. Как известно, последние в лубе занимают значительную часть поверхности поперечных срезов; другие элементы — группы волокон и склереид, цепочки лубяной паренхимы — как бы вкраплены в основной фон ткани, составленной ситовидными трубками. На всех рисунках поперечники этих клеток изображены, но почему-то названы паренхимой. Это, конечно, очень грубая ошибка, и она могла быть легко устранена, если бы авторы внимательно изучили не только поперечные, но и продольные срезы. Да и на поперечных срезах паренхимные клетки по своим очертаниям и содержимому могут быть безошибочно отличены от ситовидных трубок. Не упоминаются ситовидные трубки и в диагностических описаниях, и там говорится лишь о паренхиме (например о коре ели: «Она состоит в основном из паренхимы, в которой залегают скопления крупных каменистых клеток» — Бордонос, Рудич, 1969, с. 341). Это очень досадное упущение, тем более что паренхима в лубе в ряде случаев имеет характерное расположение, по типу которого удается определять не только род, но даже вид дерева (Еремин, 1974). Не показывая на срезах различий между ситовидными трубками и лубяной паренхимой, фактически отбросив последнюю и присвоив ее наименование другим элементам, авторы значительно обеднили набор признаков, которые могут быть использованы для характеристики микроскопического строения коры деревьев. Только на рисунке среза коры вяза тангентальные полосы паренхимы изображены очень четко, но не обозначены, а паренхимой, как и на всех других рисунках, названа масса ситовидных трубок.

Досадно, конечно, и то, что, описывая микроструктуру коры двух хвойных пород — сосны и ели, авторы ни словом не обмолвились о смоляных ходах. Последние, как известно, имеются в лубе, где проходят в сердцевинных лучах и легко обнаруживаются на продольных срезах (особенно на тангентальном). По-видимому, и здесь авторы не уделили необходимого внимания изучению этих срезов, что и привело к утрате таких ценных диагностирующих признаков.

Укажем на некоторые другие упущения. Лишена смысла фраза: «Отрезанные пробковым камбием участки коры, теряя связь с элементами, расположенными под перидермой, отмирают и образуют кору» (Бордонос, Рудич, 1969, с. 334). Совершенно очевидно, что речь должна идти не о коре, а о корке (ритидоме). И вряд ли правы авторы, считая, что отрезает и вызывает отмирание периферических тканей пробковый камбий, — не он, а его производные — слои пробки — являются причиной отмирания периферических клеток коры.

Видимо, нужно осторожнее пользоваться ссылками на окраску тех или иных элементов структуры, так как она может изменяться в зависимости от обработки материала перед изготовлением срезов, не говоря уже о том, что сами срезы до их изучения для лучшей дифференциации тканей подвергаются обработке специфическими красителями.

Мы подробно остановились на рассмотрении данной работы, полагая, что ее авторы, имея уже в целом удачный опыт создания справочного пособия для определения древесины, подготовят аналогичное пособие для определения коры.

Вероятно, рецензируемую работу следует рассматривать как фрагмент будущего справочника, и поэтому очень желательно, чтобы авторы избежали в нем отмеченных нами недостатков.

В Киевском научно-исследовательском институте судебной экспертизы выполнена еще одна работа, посвященная строению коры четырех видов рода *Acer*: *A. platanoides* L., *A. campestre* L., *A. saccharinum* L., *A. tataricum* L. (Самсонова, 1975).

После краткой характеристики внешнего вида коры по одинаковой схеме, но раздельно описана структура коры 3—4-летних ветвей и коры ствола (в возрасте 15—16 лет). Раздельное описание коры ветвей и ствола действительно необходимо. Строение древесины в разных частях дерева также различно, но в коре степень этих различий еще больше. И в том, и в другом случаях автор описывает на поперечных срезах феллему, феллоген, феллодерму, луб, сердцевинные лучи и на тангентальных срезах — клетки пробки. Сразу же возникает недоумение: почему в коре ветвей не выделена лежащая под перидермой паренхима первичной коры? При заложении повторных перидерм эта ткань (в стволе и в наиболее старых ветвях) отчленяется в составе ритидома, но в молодых ветвях она еще хорошо выражена и будучи у многих видов местом отложения кристаллов оксалата кальция может служить дополнительным диагностирующим признаком.

Неясно, о какой пробке идет речь в конце каждого описания стволовой коры? Поскольку феллема уже охарактеризована, можно предположить, что описывается пробка повторных перидерм, но это предположение отпадает, так как клетки пробки описаны и у клена татарского, о котором сказано, что у этого вида «повторно отложившиеся перидермы не наблюдаются» (Самсонова, 1975; с. 341).

Работа иллюстрирована 12 микрофотографиями, из них 4 — тангентальные срезы пробки и 8 — поперечные срезы коры ветвей и ствола. И срезы, и репродукции фотоснимков пробки дают вполне удовлетворительное представление об особенностях ее структуры у разных видов. Этого нельзя сказать о микрофотографиях поперечных срезов коры. Легко убедиться, насколько рисунки предпочтительнее микрофотографий: на последних детали неразличимы, сравнение срезов, принадлежащих разным видам, затруднительно, так же трудно установить границы различных тканей.

И снова очень большая ошибка: при описании луба рассматриваются лубяные волокна, каменистые клетки, лубяная паренхима (сердцевидные лучи описываются отдельно), но нигде ни слова о ситовидных трубках! Ни в лубе ветвей, ни в лубе ствола автор ситовидных трубок не видит? Нет, конечно, видит, но не отличает от клеток лубяной паренхимы; под последним названием и фигурируют в описаниях оба элемента. По-видимому, автор не стал затруднять себя исследованиями продольных срезов, иначе он не допустил бы столь очевидной ошибки.

Можно привести ряд неудачных описаний: «скопления, расположенные под феллодермой, округлой формы, по ширине состоят из одного-семи волокон, по длине — до 45 волокон» (Самсонова, 1975; с. 331); имеются в виду радиальные и тангентальные размеры групп волокон, но как они при указанных соотношениях сохраняют округлую форму, понять трудно.

Приходится заключить, что в анатомическом смысле работа содержит ряд существенных недостатков. Вместе с тем ее материалы также, очевидно, смогут войти составной частью в обобщающее справочное пособие, но для этого над ними следует обстоятельно поработать и прежде всего устранить отмеченные упущения.

И последнее замечание, относящееся ко всем работам, касается использованной литературы. В двух последних работах списки литературы приведены, но они кратки; вызывает сожаление тот факт, что авторы рецензируемых статей располагали лишь названными ими источниками. В основной работе Бордонос и Рудич (1969) нет списка ни использованной, ни рекомендуемой литературы. Последнее особенно досадно, потому что, как мы уже упоминали, имеются хорошие пособия для определения древесины. Этого, однако, некоторые эксперты могут и не знать, а долг авторов пособия помочь им в отыскании дополнительной литературы.

Подводя итоги всему сказанному, хочется отметить безусловно полезную для практики работу биологов — сотрудников Киевского научно-исследовательского института судебной экспертизы. Проведя значительные по объему сложные и кропотливые исследования, они, прислушавшись к критическим замечаниям, в дальнейшем смогут устранить ошибки и недостатки, которые снижают оценку научного уровня их публикаций.

Бордонос Т. Г., Д. С. Рудич. (1969). Исследования коры деревьев в экспертной практике, с. 332—342, 3 рис. В кн.: Криминалистика и судебная экспертиза. 6. Киев. Редакционно-издательский отдел МВД УССР. Отв. ред. проф. В. П. Колмаков.

Бордонос Т. Г., Д. С. Рудич. (1970). Судебнобиологическая экспертиза мелких частиц древесины. Киев. Редакционно-издательский отдел МВД УССР.

Вихров В. Е. (1959). Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М., Изд-во АН СССР.

Гамерман А. Ф., А. А. Никитин, Т. Л. Николаева. (1946). Определитель древесины по микроскопическим признакам. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Еремин В. М. (1974). Ключи для определения некоторых дальневосточных хвойных по анатомической структуре коры. Сб. трудов Дальневост. н.-и. инст. лесн. хоз., 12. Хабаровск.

Самсонова Т. Н. (1975). Диагностические признаки коры некоторых видов кленов. В кн.: Криминалистика и судебная экспертиза, 11. Киев, Редакционно-издательский отдел МВД УССР, отв. редактор И. Т. Гавриленко.

П. Б. Раскатов.

Воронежский лесотехнический
институт.

Получено 5 XI 1975.

ХРОНИКА

УДК 006.3 (100) : 581.5 (23.0)

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО ВЫСОКОГОРНОЙ ГЕОЭКОЛОГИИ

(пос. Азау, Приэльбрусье, 23—25 VII 1976)

G. SH. NAKHUTSRISHVILI. INTERNATIONAL SYMPOSIUM HIGH MOUNTAIN GEOECOLOGY. (SETTLEMENT AZAU, ELBRUS REGION, 23—25 VII 1976)

Во второй половине июля 1976 г. в пос. Азау состоялся симпозиум комиссии «Высокогорная геоэкология» Международного географического союза (МГС).

Эта комиссия одна из самых молодых при МГС. Она создана в 1968 г. на 12 Генеральной ассамблее МГС в городе Нью-Дели (США) под председательством известного ботанико-географа Карла Тролля. В ее состав вошло около 35 специалистов, в том числе пять действительных членов: К. Тролль (ФРГ) — председатель, Р. П. Зимина (СССР), Дж. Айвс (США), Т. Ясава (Япония), М. Гесс (ПНР). От Советского Союза членами-корреспондентами комиссии были утверждены А. И. Толмачев (Ленинград), П. Л. Горчаковский (Свердловск), А. М. Рябчиков (Москва).

В 1968 г. в г. Майнце (ФРГ) состоялся первый симпозиум по высокогорной геоэкологии, материалы которого опубликованы в 1972 г. в книге «Landschaftsökologie der Hochgebirge Eurasiens» (редактор К. Тролль).

Второй симпозиум проходил в 1972 г. в Канаде и был посвящен в основном экологии верхней границы леса. Были проведены экскурсии в канадские Скалистые горы. На XXII Международном географическом конгрессе была удовлетворена просьба К. Тролля о его отставке с поста председателя комиссии в связи с преклонным возрастом и болезнью. Новым председателем был избран Дж. Айвс (США), членами комиссии — Р. П. Зимина (СССР), И. Бравар (Франция), П. Холлерман (ФРГ, секретарь), В. Мессерли (Швейцария), М. Йошино (Япония). Была также организована терминологическая подкомиссия.

На третьем симпозиуме в Азау присутствовало свыше 60 исследователей высокогорий, в том числе 30 из 8 зарубежных стран (Австралия, Канада, США, ФРГ, Франция, Швейцария, Чехословакия, Япония). Симпозиум открыл председатель комиссии Дж. Айвс. Он отметил, что благодаря деятельности К. Тролля комиссия в течение десяти лет активно работала, о чем свидетельствует проведение предшествующих симпозиумов с экскурсиями, опубликование трех томов трудов (ведется подготовка четвертого). Он сообщил, что темой следующего симпозиума будет «Человеческое воздействие на высокогорные экосистемы». Айвс поблагодарил советских членов оргкомитета за хорошую организацию симпозиума.

Программа симпозиума была многообразной.[1] Доклады касались таких актуальных вопросов современной высокогорной геоэкологии, как колебания климата, динамика ледников и их географические особенности, классификация экзогенных процессов в горных странах, лавины и их геоморфологическая деятельность, стихийные бедствия в горах. Много докладов было посвящено геоэкологии верхней границы леса.

На симпозиуме было заслушано около 25 докладов. По динамике ледников высокогорий с докладами выступили **В. Мессерли** (Швейцария), **Г. И. Голубев** и **В. И. Котляков** (СССР). Первый докладчик рассмотрел колебания климата, динамику ледников и геоэкологическое значение этих явлений за последние столетия. Голубев и Котляков охарактеризовали географические особенности горных ледников СССР, отметили их рельефообразующую деятельность в связи с континентальностью климата.

Современным экзогенным процессам в горных районах СССР был посвящен доклад **В. Ф. Перова** (СССР), который изложил результаты многолетних исследований по эрозиям, смывам, селевым потокам, оползням, обвалам, осыпям и лавинам.

Несколько докладов касалось снежных лавин в высокогорьях СССР и в Скалистых горах. Так, **Г. К. Тушинский, К. В. Акифьев** и др. (СССР) рассмотрели лавины Советского Союза и их влияние на формирование природно-территориальных комплексов. О рельефообразующей деятельности лавин Скалистых гор сообщил **Б. Лакман** (Канада). Большой интерес вызвал доклад **П. Кребса** и **Дж. Айвса** (США) о роли картирования лавинной опасности для планирования землепользования в районе Вейль в Скалистых горах. Составление таких карт привело к серии комплексных исследований: использование дендрохронологии для оценки повторяемости лавин путем анализа древесных спилов; картирование распространения лавинного обломочного материала в зонах выноса; картирование растительности, и в частности вытянутых участков растительности, расположенных у подножия склонов; определение размещения и размеров сломанных стволов и ветвей деревьев и т. д. В результате этой работы в штате Колорадо был впервые принят закон, по которому графства этого штата должны составлять карты природных бедствий для своей территории в масштабе 1 : 24 000.

---

[1] «Высокогорная геоэкология». Доклады к симпозиуму. М., 1976, 14 с.

Доклад **Дж. Айвса** касался картирования стихийных бедствий в горном массиве Колорадо. Он привел интересный материал о неразумной деятельности в геологически неустойчивых высокогорных районах в эру золотоискательства. В 1974 г., через 50 лет после «золотой лихорадки», был принят местный закон, в котором подчеркивалась необходимость выделения тех районов штата, которые подвержены стихийным бедствиям.

Факторы почвообразования в Скалистых горах Канады были рассмотрены в докладах **Дж. Хоуэлло** и **С. Гарриса** (Канада). Большой интерес вызвало сообщение **П. Холлермана** (ФРГ) о геоэкологии верхней границы леса на Канарских островах (экологическая обстановка, расположение верхней границы леса, макро- и микроклимат о. Тенериф). Мероприятия по возобновлению леса у верхней границы на открытых местах, по его мнению, не дадут положительного результата. Всходы здесь чрезвычайно чувствительны к критическим экологическим факторам. Летний период опасен для растений вследствие полного иссушения субстрата, а зимний — из-за очень тонкого снежного покрова, не защищающего от низких температур и ночных заморозков, а также вспучивания верхнего слоя почвы. Своеобразные черты этого острова — высокий процент эндемов, особая геологическая история и вулканическая деятельность, исчезновение можжевеловых редколесий.

В. Лауэр (ФРГ) сообщил о некоторых результатах современных исследований верхней границы леса на вулканах Центральной Мексики. Он привел средние климатические показатели для верхней границы леса (до 4000 м над ур. м.). Подробно изучен микроклимат отдельных склонов. Так, каменистый субстрат и площадь, покрытая растительностью, сканировались инфракрасным детектором. Максимум суточных колебаний температуры воздуха здесь составляет 70°. Наименьшие суточные колебания ее были зарегистрированы на ассимилирующих листьях и хвое. Каменистым обнажениям восточных экспозиций свойствен наиболее благоприятный суточный температурный ряд; это способствует образованию специфических местообитаний у верхней границы леса и является причиной появления многих пионерных растений на каменистых склонах. На специфику верхней границы леса вулканических гор Мексики большое влияние оказывают как естественные, так и искусственные пожары. Отсутствие плотносомкнутых угнетенных насаждений объясняется действием пирогенного фактора и активным вмешательством человека в экологию тропических пастбищ.

В докладе **П. Л. Горчаковского** и **С. Г. Шиятова** (СССР) рассмотрены верхняя граница леса и ее динамика в горах бореальной зоны СССР. Горчаковский дал схему физиономической и высотной дифференциации верхней границы леса в горах Хибин, Урала, Центральной Сибири, Камчатки и Сахалина. Он отметил, что в настоящее время в пределах бореальной зоны СССР наблюдается поднятие верхней границы леса, которое большинство исследователей связывает с потеплением климата в северном полушарии в течение последних нескольких десятков лет. Некоторое снижение верхней границы леса происходит в самых южных отрогах Восточных Саян и в горных районах Забайкалья. Прогнозируемое климатологами и геофизиками похолодание в конце XX и начале XXI вв. должно повлечь за собой снижение верхней границы леса во многих горных районах бореальной зоны.

А. Г. Долуханов (СССР) сделал сообщение о верхнем пределе леса и субальпийском поясе в горах Кавказа. Он внес некоторые коррективы в установившиеся взгляды и, в частности, отметил, что верхние рубежи древесных растений разных флорогенетических групп различно реагируют на изменение континентальности климата. Верхние пределы произрастания видов, генетически связанных с бореальной флорой и семиаридными областями, при усилении континентальности климата поднимаются выше в горы, почти параллельно изотермам июля и августа; у видов же, генетически связанных с флорой влажного океанического климата, эти рубежи резко снижаются; у видов, принадлежащих элементам флоры умеренно увлажненных гор средних широт, указанные рубежи меняются мало. Докладчик охарактеризовал различные типы древесной растительности субальпийского пояса. Он рассмотрел также природоохранные задачи субальпийских экосистем.

В докладе **Р. П. Зиминой** и **Д. В. Панфилова** (СССР) были указаны географические особенности высокогорной биоты внетропической Евразии. Были приведены интересные сведения о составе, происхождении и адаптивных свойствах высокогорных растений и животных внетропической Евразии. Дана характеристика высокогорных поясов Альп, Кавказа, Сибири, Скандинавии, Средней Азии и других горных систем. Заслуживали внимания данные о роли различных геоэлементов в разных горных системах Евразии. Весьма ценно, что все эти материалы рассматривались на фоне исторической геологии.

О высотных поясах растительности Японии в связи со спецификой климатических условий сообщил **М. Йошино** (Япония). Каждый из четырех поясов (предгорный, горный, субальпийский и альпийский) был подробно охарактеризован в климатическом и фитоценологическом отношениях. Докладчик привел ряд примеров о широком распространении в первых трех поясах бука и бамбука. Интересно, что абсолютные высоты поясов, выделенные докладчиком для Японии, совпадают с таковыми для Кавказа, несмотря на резкие различия флоры и растительности этих двух горных систем. Как отметил Йошино, состав растительности в альпийском и субальпийском поясах зависит не только от высоты горных хребтов, но также от их географического расположения (например, на о. Хонсю). Он продемонстрировал схемы профилей растительности от Японского моря до Тихого океана.

Доклад **О. С. Гребенщикова** (СССР) был посвящен растительному миру высокогорий Балканского полуострова и Кавказа (опыт сопоставления). Выявлены большая общность родов, указывающая на единое происхождение флор, и незначительное число общих видов — результат длительной изоляции. Некоторым исключением является лишь высокая общность в высокогорьях папоротникообразных. Многие растительные сообщества сходны лишь в экологическом и физиономическом отношениях, но очень велики различия в флористическом составе сообществ.

П. Плесник (ЧССР) выявил изменение верхнего предела леса в западных Карпатах в результате деятельности человека.

Доклад **О. К. Агаханянца** и **И. К. Лопатина** (СССР) был назван «Хорология и структура экосистем Памира». Агаханянц показал очень интересные цветные слайды о ландшафтах высокогорий Памира.

В докладе **Н. Шуматова** (США) был дан статистический анализ положения верхней границы леса в некоторых районах Западной Европы и Северной Америки в связи с геоэкологическими факторами.

О вертикальной поясности в распространении наземных моллюсков на иракских склонах Персидских гор и в Скалистых горах провинции Альберта в Канаде и их значении как индикаторов условий среды сообщил **С. Гаррис.**

Доклад **В. И. Турманиной** и **Е. Р. Володиной** (СССР) был посвящен динамике растительности Приэльбрусья. Объектом изучения являлась территория, на которой проходил симпозиум. Были приведены данные многолетних стационарных исследований по фенологии и биомассе, а также фенометрии некоторых доминантов древесной и травяной растительности Приэльбрусья в связи с метеорологическими условиями. Вековая и многовековая динамика растительности выявлялась с помощью лихенометрии, датирования погребенных образцов по радиокарбоновому углероду, спорово-пыльцевому анализу и дендрохронологическому методу. Как отметил докладчик, колебания границ экосистем в критических по условиям местообитаниях могут достигать сотен метров. Сокращение ледников вызывает энергичное развитие хазмофитов. На больших высотах по рыхлому обломочному материалу вслед за отступающими ледниками энергично продвигаются травы-пионеры, а ниже деревья-пионеры — сосна, береза, ива и осина.

Х. Улиг (ФРГ) рассмотрел вопрос о местоположении высокогорных рисовых плантаций в экосистемах Гималаев и горных районов Юго-Восточной Азии. Все высокогорные плантации риса в Гималаях расположены на дне долин в бассейнах между внутренними хребтами. Здесь создается микроклимат с сильным эффектом «фен», препятствующим образованию над этими долинами облаков и дождя во время муссонов. Вода для орошения поставляется близлежащими ледниками. Несмотря на то что рисовые поля зимой покрываются снегом, интенсивность солнечной радиации и фотосинтеза настолько велики, что в этих бассейнах возможно экономически выгодное возделывание риса.

На заседании подкомиссии по терминологии выступил ее председатель **П. Холлерман.** Он отметил, что к настоящему времени составлен список терминов (около 250 слов) по высокогорной геоэкологии. Докладчик, а также **О. С. Гребенщиков, П. Плесник, А. Дегедруа** (Франция) сочли необходимым разослать широкому кругу исследователей высокогорий этот список с целью обсуждения и внесения дополнений.

После завершения программы известный альпинист **Б. Бишоп** (США) показал цветные слайды о восхождении американских альпинистов на Эверест. **Д. Конгер** (США) по озвученным слайдам рассказал о стихийных бедствиях в горных районах.

Г. К. Тушинский (СССР) ознакомил участников симпозиума с исследованиями в проблемной лаборатории лавин, селей и ледников Московского университета.

Участники симпозиума посетили научно-опытные участки лавинно-гляциологической станции Московского университета, где ведутся систематические наблюдения за движениями ледников, их водным и тепловым балансом, динамикой растительного покрова. Особый интерес вызвало посещение ледника Джанкуат; он является одним из семи ледников, бассейны которых изучаются по программе международного Гидрологического десятилетия.

Нельзя не отметить некоторые недостатки этого симпозиума. Слабо освещались вопросы адаптации растений и животных к высокогорным условиям, не было специальных докладов по микроклимату и биометеорологии высокогорий, отсутствовала информация о биологической продуктивности высокогорных экосистем.

Следует отметить в целом хорошую организацию симпозиума, в чем немалая заслуга действительного члена комиссии «Высокогорная геоэкология» Р. П. Зиминой и Г. И. Голубева, научного руководителя станции Г. К. Тушинского и ее директора Ю. Г. Арутюнова.

На симпозиуме были ученые разных специальностей из различных стран, но их объединяла одна цель — обсудить результаты исследований, освоения, рационального использования и охраны высокогорных экосистем.

Г. Ш. Нахуцришвили.

Институт ботаники АН ГрузССР,
Тбилиси.

Получено 29 X 1976.

Vol. LXIII *№ 1*

January, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

N. I. Gabarajeva, H. S. Landsberg. Morpho-hystological changes in seedlings of *Cucurbita pepo* L. and *Helianthus annuus* L. as the result of the influence of biologically active substances 3

S. V. Gudoshnikov. Exploration of the chernevaya mountain taiga nature on the basis of its bryoflora analysis 11

Yu. P. Kozhevnikov. Floristic division of the basis of Chukchi peninsula 20

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 36

I. F. Musayev. On the methods of mapping of plant areas. (36).

NEW TAXA 51

V. P. Botschantzev. What is *Eremochion pungens* Gilli (*Chenopodiaceae*)? (51).

REPORTS 52

E. A. Elumeev. Opening and blooming of flowers of *Eleutherococcus senticosus* (*Araliaceae*). (52). — **V. A. Zaykova.** The production of phytomass of grassland communities under various ecological conditions. (59). — **V. G. Sergienko.** On the distribution of plant species in the Kanin peninsula. (64). — **L. G. Romanenko, N. P. Wisloukhowa.** Morphological anomalies of lavander *Lavandula officinalis* Chaix (*Lamiaceae*). (74). — **T. G. Leonova.** New localities of some species of genera *Artemisia* L., *Chondrilla* L. (*Asteraceae*) and *Typha* L. (*Typhaceae*) in U.S.S.R. and Mongolia. (79).

SURVEYS OF ARTICLES 87

T. B. Batygina, V. E. Vasiljeva, T. B. Mametjeva. Problems of morphogenesis in vivo and in vitro. Embryoidogenesis in Angiosperms. (87).

LOSSES OF SCIENCE 112

V. N. Siplivinsky. In memoriam Mikhail Andreevich Reshchikov (1911—1975). (112).

BOTANICAL JOURNEYS 115

V. N. Andreev. Botanical observations on Alaska. (115).

REVIEWS 129

P. L. Gorchakovsky, N. V. Peshkova. (A review). Some problems of geobotany as elucidated in the Czechoslovak magazine «Folia geobotanica et phytotaxonomica». (129). — **E. P. Matveeva.** *M. Abutalybov, V. Gajiev.* Vegetation of Azerbaijan. 1976. (136). — **D. V. Lebedev.** (A review). Progress in Botany: Morphology, Physiology, Genetics, Taxonomy, Geobotany. Vol. XXXVIII. 1976. (137). — **D. V. Lebedev.** (A review). Applied and fundamental aspects of plant cell, tissue and organ culture. 1977. (139). — **L. E. Rodin.** (A review). Biogeocoenotic bases of reclamation of North Caspian semi-desert. 1974. (140). — **P. B. Raskatov.** (A review). On some anatomical investigations of applied purposes (based on the works of Kiev research institute for judicial expertise. (143).

CHRONICLE 148

G. Sh. Nakhutsrishvili. International symposium high mountain geoecology (settlement Azau, Elbrus region, 23—25 VII 1976). (148).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Н. И. Габараева, Г. С. Ландсберг. Морфолого-анатомические изменения проростков *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. под воздействием биологически активных веществ 3

С. В. Гудошников. Познание природы черневой тайги на основе анализа ее бриофлоры 11

Ю. П. Кожевников. Флористическое районирование основания Чукотского полуострова 20

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 36

И. Ф. Мусаев. К методике картирования ареалов растений. (36).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 51

В. П. Бочанцев. Что такое *Eremochion pungens* Gilli (*Chenopodiaceae*)? (51).

СООБЩЕНИЯ 52

Э. А. Елумеев. Распускание и цветение цветков *Eleutherococcus senticosus* (*Araliaceae*). (52). **В. А. Зайкова.** Продукция фитомассы луговых сообществ в различных экологических условиях. (59). — **В. Г. Сергиенко.** О распространении видов растений на полуострове Канин. (64). — **Л. Г. Романенко, Н. П. Вислоухова.** Морфологические аномалии у лаванды *Lavandula officinalis* Chaix (*Lamiaceae*). (74). — **Т. Г. Леонова.** Новые местонахождения некоторых видов *Artemisia* L., *Chondrilla* L. (*Asteraceae*) и *Typha* L. (*Typhaceae*) в СССР и МНР. (79).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 87

Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева, Т. Б. Маметьева. Проблемы морфогенеза in vivo и in vitro. Эмбриоидогенез у покрытосеменных растений. (87).

ПОТЕРИ НАУКИ 112

В. Н. Сипливинский. Памяти Михаила Андреевича Рещикова (1911—1975). (112).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ 115

В. Н. Андреев. Ботанические наблюдения на Аляске. (115).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 129

П. Л. Горчаковский, Н. В. Пешкова. (Рецензия). Некоторые проблемы геоботаники в освещении чехословацкого журнала «Folia geobotanica et phytotaxonomica». (129). — **Е. П. Матвеева.** *М. Абуталыбов, В. Гаджиев.* Растительный покров Азербайджана. 1976. (136). — **Д. В. Лебедев.** (Рецензия). Прогресс в ботанике: морфология, физиология, генетика, таксономия, геоботаника. Т. 38, 1976. (137). — **Д. В. Лебедев.** (Рецензия). Прикладные и фундаментальные аспекты культуры растительной клетки, ткани и органа. (139). — **Л. Е. Родин.** (Рецензия). Биогеоценотические аспекты освоения полупустыни Северного Прикаспия. 1974. (140). — **П. Б. Раскатов.** (Рецензия). О некоторых анатомических исследованиях прикладного назначения (по работам Киевского научно-исследовательского института судебной экспертизы). (143).

ХРОНИКА 148

Р. Ш. Нахуцришвили. Международный симпозиум по высокогорной геоэкологии (пос. Азау, Приэльбрусье, 23—25 VII 1976). (148).

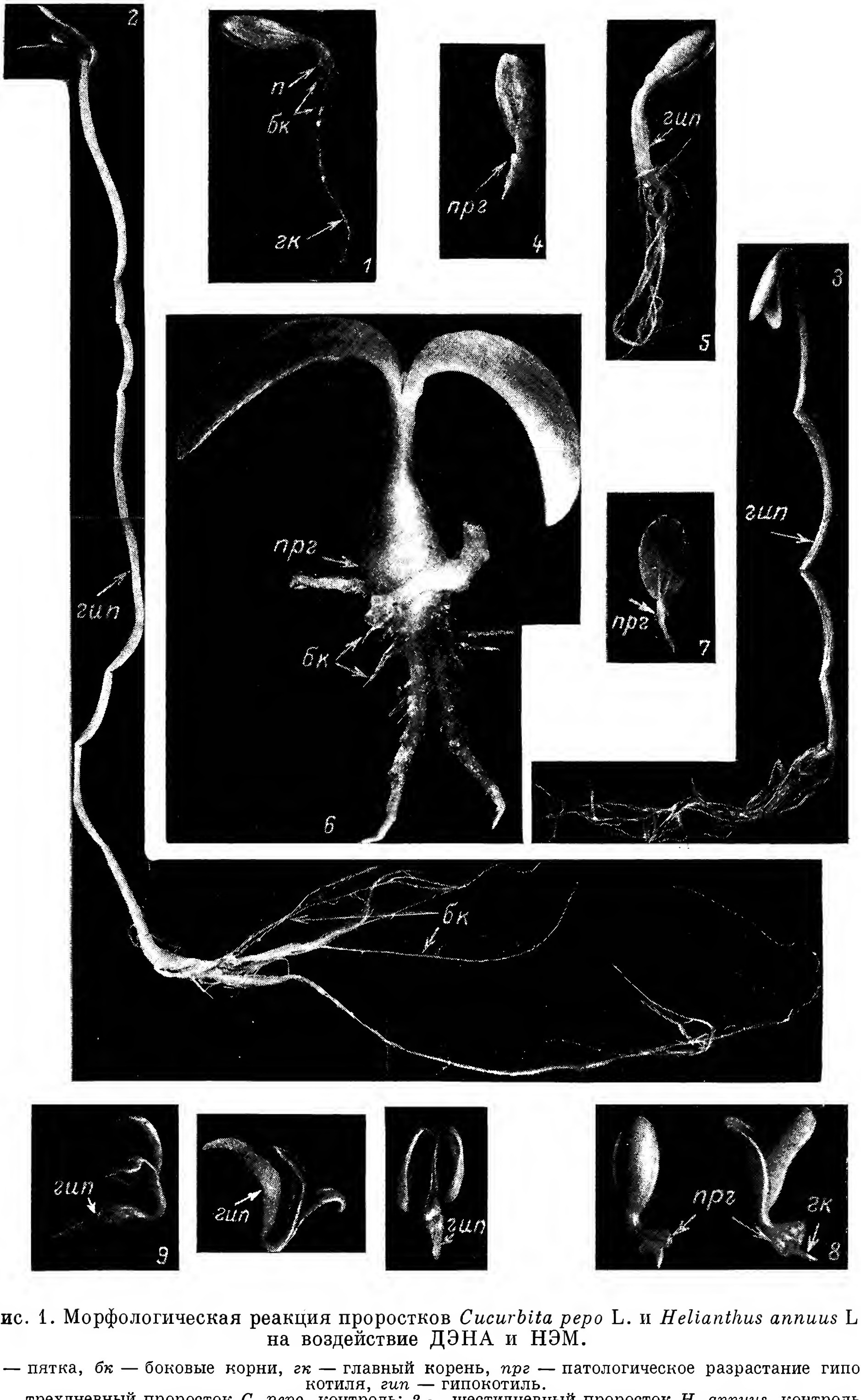


Рис. 1. Морфологическая реакция проростков *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. на воздействие ДЭНА и НЭМ.

п — пятка, *бк* — боковые корни, *гк* — главный корень, *прг* — патологическое разрастание гипокотиля, *гип* — гипокотиль.

1 — трехдневный проросток *C. pepo*, контроль; *2* — шестидневный проросток *H. annuus*, контроль; *3* — шестидневный проросток *C. pepo*, контроль; *4* — трехдневный проросток *C. pepo*, ДЭНА, конц. 0.1%; *5* — шестидневный проросток *C. pepo*, ДЭНА, конц. 0.02%; *6* — шестидневный проросток *C. pepo*, ДЭНА, конц. 0.1%; *7* — то же, конц. 0.2%; *8* — то же, НЭМ, конц. 0.01%; *9* — шестидневные проростки *H. annuus*, НЭМ, конц. 0.01%;

1—5, *7—9* — натур. вел.; *6* — увел. 3.

К стр. 7.

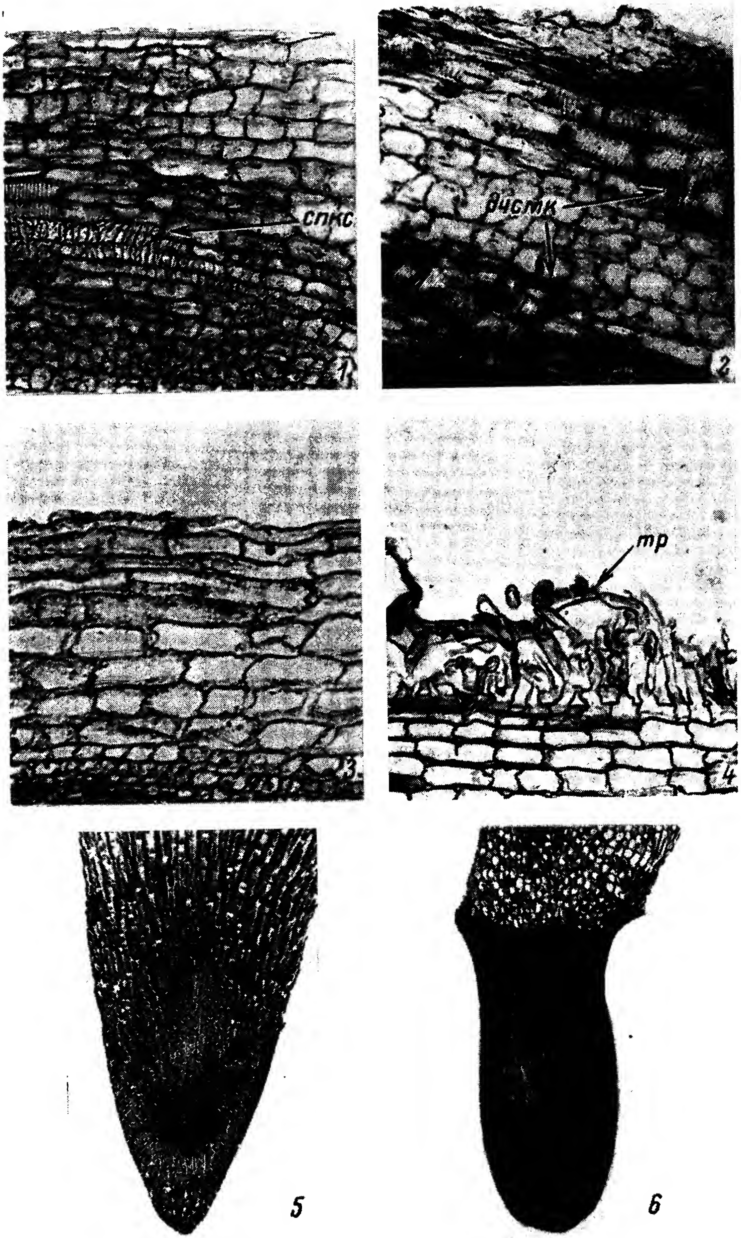


Рис. 2. Гистологическая реакция проростков *Cucurbita pepo* на воздействие ДЭНА и НЭМ (продольные срезы).

спкс — сосуды протоксилемы, *дчсмк* — дифференцирующиеся членики сосудов метаксилемы; *тр* — трихомы.

1 — *C. pepo*, третий день, контроль — сосуды протоксилемы в зоне корневой шейки; *2* — то же, ДЭНА, конц. 0.2% — дифференциация сосудов метаксилемы в зоне корневой шейки; *3* — то же, контроль — участок эпидермы и коровой паренхимы корня, трихомы отсутствуют; *4* — то же, ДЭНА, конц. 0.1% — появление многочисленных трихом на поверхности корня; *5* — *C. pepo*, второй день, контроль — апекс главного корня; *6* — то же, НЭМ, конц. 0.01% — задержка развития корневой зоны проростка при относительно развитой гипокотилярной зоне.

Увеличение: *1*, *2* — 210; *3*, *4* — 400; *5*, *6* — 35.

К стр. 7.

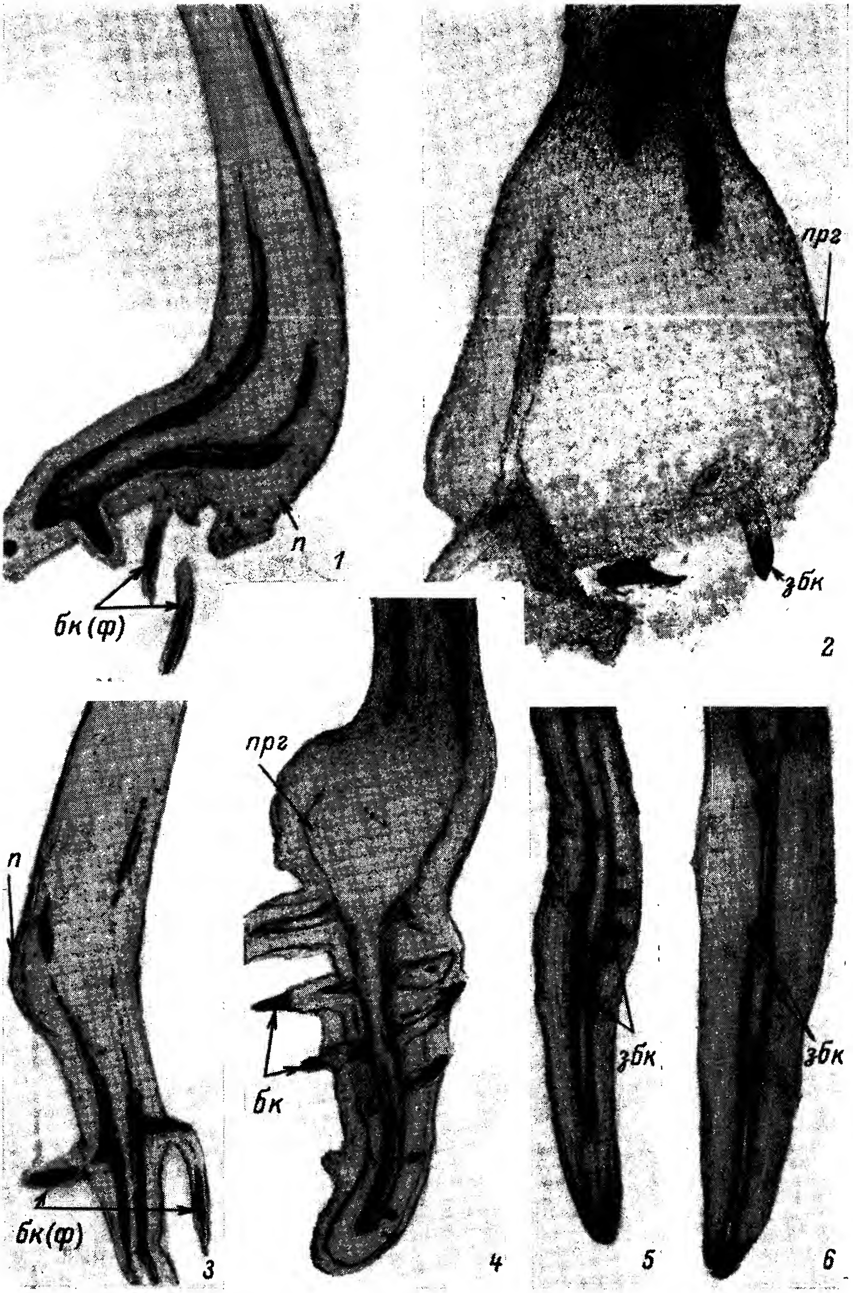


Рис. 3. Анатомо-морфологические изменения проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* L. под воздействием ДЭНА и НЭМ (продольные срезы). Увеличение — 10.

п — пятка, *бк(ф)* — боковые корни (фрагмент); *збк* — зачатки боковых корней; остальные обозначения — как на рис. 1.

1 — шестидневный проросток *C. pepo*, контроль (фрагмент); *2* — то же, НЭМ, конц. 0.005%; *3* — пятидневный проросток *C. pepo*, контроль (фрагмент); *4* — то же, ДЭНА, конц. 0.1%; *5* — трехдневный проросток *H. annuus*, контроль; *6* — то же, НЭМ, конц. 0.01%.

К ст. Т. Б. Батыгиной и др. стр. 96

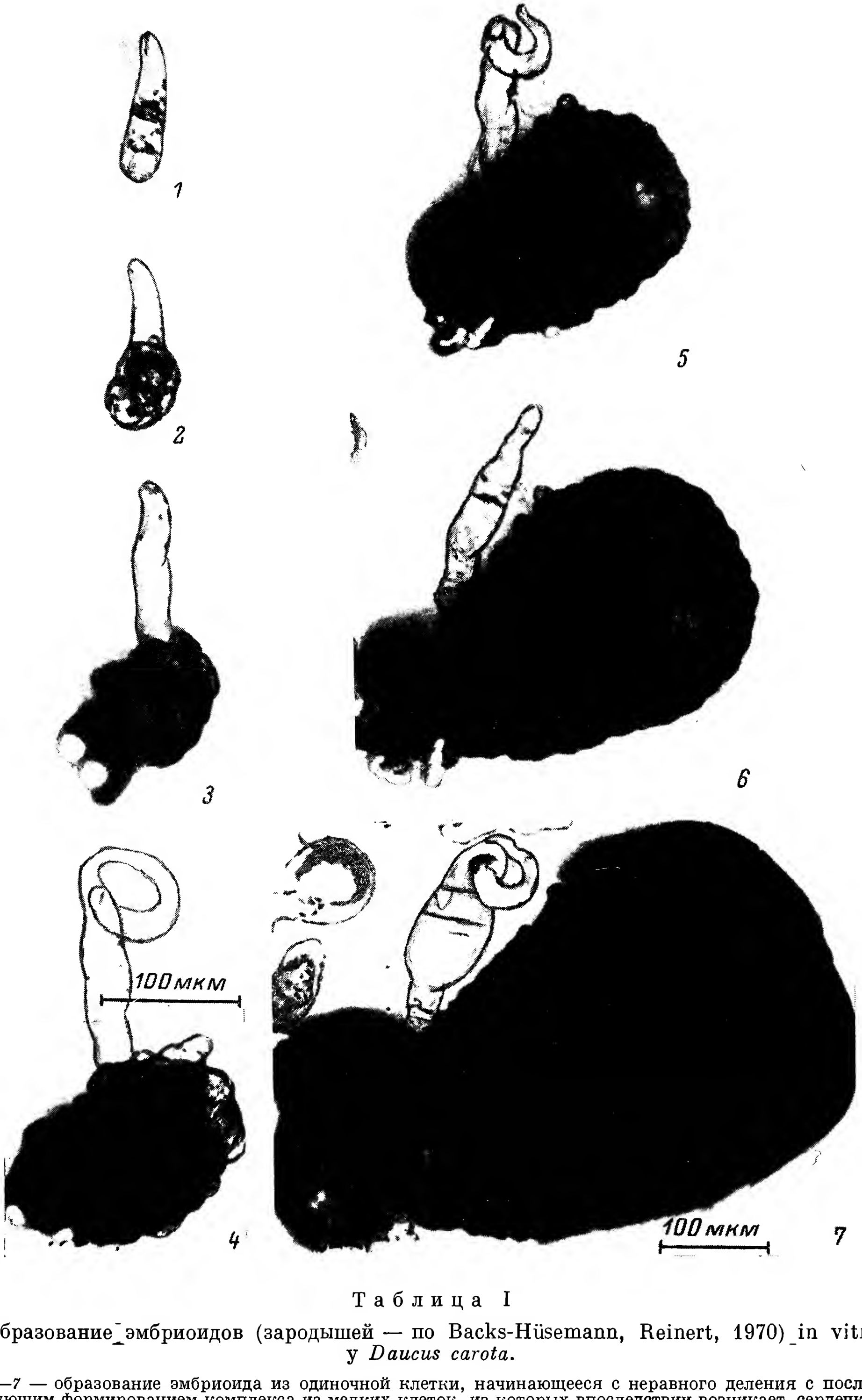
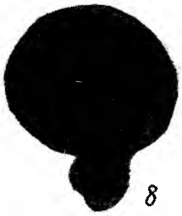


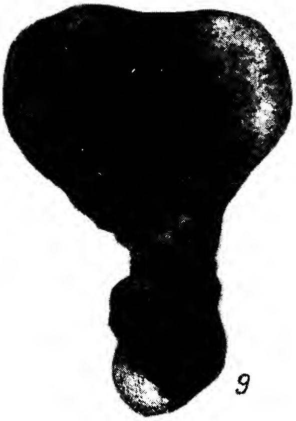
Таблица I

Образование эмбриоидов (зародышей — по Backs-Hüsemann, Reinert, 1970) in vitro у *Daucus carota*.

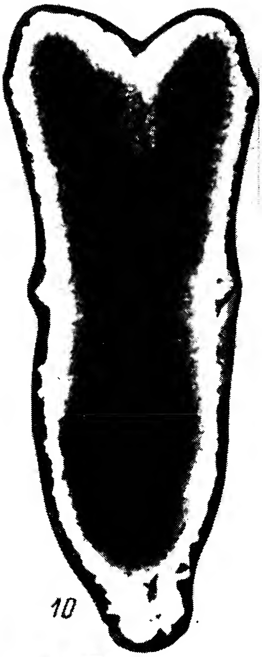
1—7 — образование эмбриоида из одиночной клетки, начинающееся с неравного деления с последующим формированием комплекса из мелких клеток, из которых впоследствии возникает сердечковидный эмбриоид; *8—11* — различные стадии развития эмбриоида в культуре; *12* — образование глобулярных и сердечковидных эмбриоидов из изолированного ЭКК.



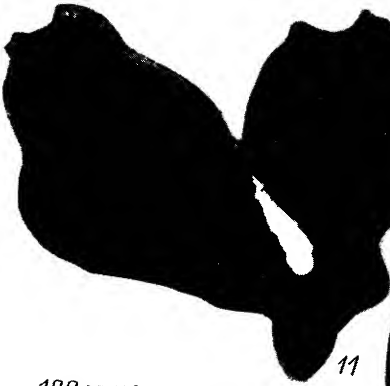
8



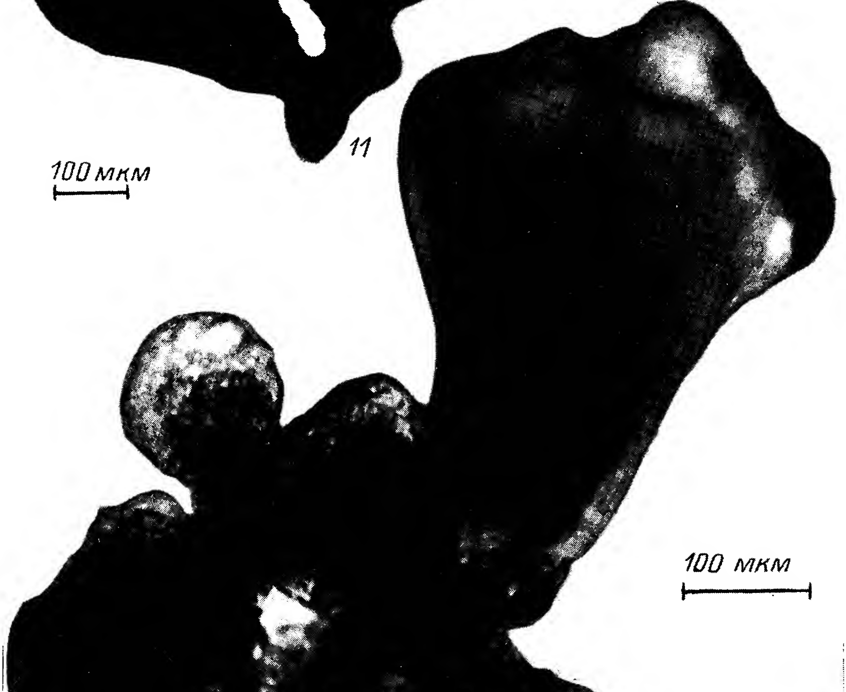
9



10



11



12

Таблица I *(продолжение)*

К стр. 97

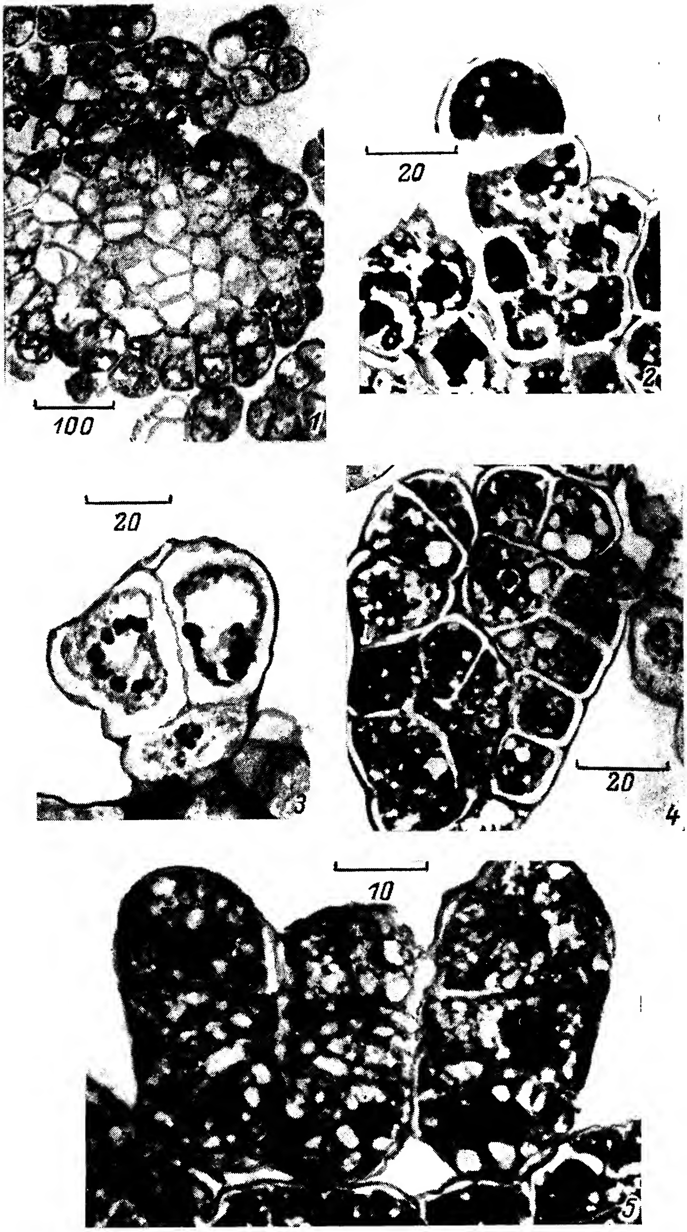


Таблица II

Происхождение и развитие эмбриоида в суспензионной культуре моркови *Daucus carota*.

1 — структура ЭКК (эмбриогенных масс — по McWilliam et al., 1974); *2—6* — ранние стадии эмбриоидогенеза (эмбриогении — по McWilliam et al., 1974) в культуре на среде без 2,4-Д; *7—11* — поздние стадии эмбриоидогенеза (эмбриогении) в культуре на среде без 2,4-Д. Масштаб — в мкм.

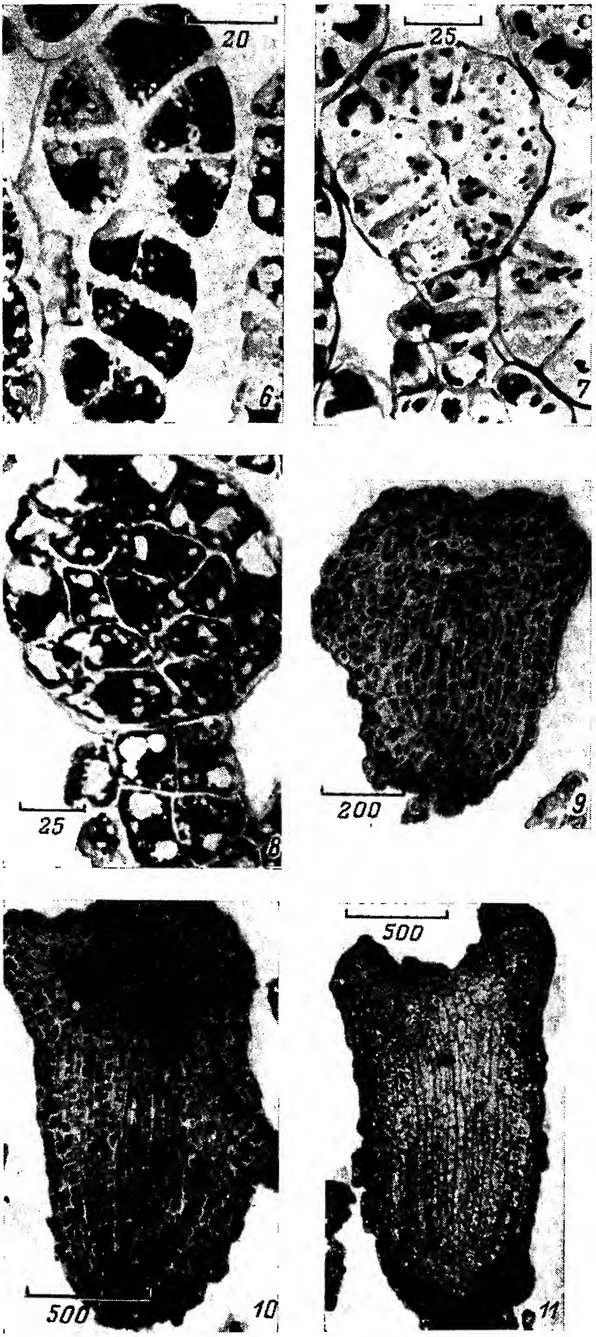


Таблица II *(продолжение)*

К стр. 99

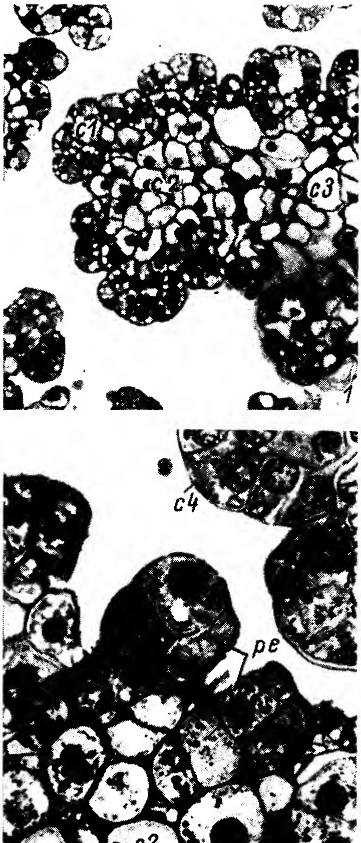


Таблица III

Образование эмбриоидов в каллусе *Ranunculus sceleratus.*

1 — срез каллуса на среде с 2,4-Д, показывающий большой агрегат, состоящий из поверхностных богатых цитоплазмой клеток (*c1*) и внутренних более вакуолизированных клеток (*c2*) и стареющих или мертвых клеток (*c3*), ×220; *2* — срез каллуса на среде без 2,4-Д, показывающий очень ранние стадии развития эмбриоидов (проэмбриоидов — по Thomas et al., 1972 — *pe*), внутренние клетки типа *c2* и поверхностные клетки, характеризующиеся уплотненным хроматином в ядрах (*c4*), ×600.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. А. Горилас* и *Г. А. Мошкина*
Сдано в набор 6/X 1977 г. Подписано к печати 20/XII 1977 г. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Печ. л. $9^{1}/_{2}+4$ вкл. ($^{1}/_{2}$ печ. л.)=14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.88. Тип. зак. 803.
М-47007. Тираж 2918.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056